Morphologische Beschreibung und Analyse der Schädelbasis von PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) und die phylogenetische Stellung des Exemplars im Rahmen der Hominidenevolution

Marianne Plhak

Diss Frankfurt a/M.
1983

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41523711_0001

MEINEN MÜTTERN

UND

MEINEM LEHRER,

HERRN PROF. DR. G. H. R. VON KOENIGSWALD,

GEWIDMET.

Gedruckt mit Genehmigung des Fachbereichs Biologie der

Universität Frankfurt am Main

Dekan:	Prof. Dr. H.-W. Kohlenbach
Referent:	Prof. Dr. R. Protsch
Korreferent:	Prof. Dr. M. Kretzoi

Tag der mündlichen Prüfung: 5.12.1983

Morphologische Beschreibung und Analyse der Schädelbasis von PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) und die phylogenetische Stellung des Exemplars im Rahmen der Hominidenevolution

INAUGURAL - DISSERTATION

zur

Erlangung des Doktorgrades

der Naturwissenschaften

vorgelegt beim Fachbereich

Biologie der

Johann Wolfgang Goethe - Universität

zu Frankfurt am Main

von

Marianne Plhak

aus Unter-Heinzendorf

Frankfurt am Main

1983

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. Einführung	1
2. Material und Methoden	8
3. Beschreibung von PITHECANTHROPUS IV	13
3.1. Einführung	13
3.2. Basis cranii externa	14
3.2.1. Facies lateralis dextra	15
3.2.2. Facies lateralis sinistra	17
3.2.3. Facies basalis	17
3.3. Basis cranii interna	29
3.4. Symmetrieverhältnisse	33
4. Vergleichend-morphologische Untersuchungen	38
4.1. Zur Schädeldicke bei Homo erectus	38
4.2. Die Muskulatur der hinteren äußeren Schädelbasis	46
4.2.1. Einführung	46
4.2.2. Verteilung der Muskulatur der hinteren äußeren Schädelbasis beim rezenten Menschen	46
4.2.3. Eigene Beobachtungen	49
4.2.4. Zusammenfassung	54
4.3. Die mediale Nackenmuskulatur im Vergleich	55
4.3.1. Vergleich der Insertionsstellen bei Homo sapiens und den Pongiden	55
4.3.2. Mediale Nackenmuskulatur bei Homo erectus	56
4.3.3. Mediale Nackenmuskulatur bei fossilen Exemplaren des Homo sapiens	57
4.3.4. Mediale Nackenmuskulatur in der Gattung Australopithecus und bei Homo habilis	57

Seite

4.4. Der Torus occipitalis transversus und die mit ihm in Verbindung stehenden Strukturen ("Das Torusproblem") 6o
4.4.1. Einführung 6o
4.4.2. Argumentation von Weidenreich (194o) 61
4.4.3. Argumentation von Demes (1977) 64
4.4.4. Argumentation von Hublin (1978) 67
4.4.5. Argumentation von Heim (1982) 69
4.4.6. Zusammenfassende und vergleichende Beurteilung des Torus occipitalis transversus und der mit ihm in Verbindung stehenden Strukturen 71
4.4.6.1. Der Torus occipitalis bei den javanischen Vertretern des Homo erectus 71
4.4.6.2. Der Torus occipitalis bei den chinesischen Vertretern des Homo erectus 74
4.4.6.3. Der Torus occipitalis bei den afrikanischen Vertretern des Homo erectus 78
4.4.6.4. Zusammenfassender Vergleich 81
4.4.7. Versuch einer Erklärung des Torus occipitalis und der mit ihm in Verbindung stehenden Strukturen auf konstruktionsmorphologischer und funktionsmorphologischer Basis 87
4.4.8. Diskussion der Hypothesen 97

4.5. Der Processus mastoideus 1o1
4.5.1. Einführung 1o1
4.5.2. Der Processus mastoideus und die an ihm anheftende Muskulatur bei den Pongiden und dem rezenten Menschen 1o1
4.5.3. Der Processus mastoideus bei den javanischen und chinesischen Vertretern des Homo erectus 1o6
4.5.4. Vergleich der geographischen Varianten des Homo erectus 11o

Seite

4.5.5. Zusammenfassender Vergleich 112
4.5.6. Funktion der am Processus mastoideus anheftenden Muskulatur beim rezenten Menschen 113
4.5.7. Die Bedeutung der Orientierung des Processus mastoideus bei den Pongiden und dem rezenten Menschen 118
4.5.8. Zusammenfassende Betrachtung 122

4.6. Die Hinterhauptskondylen (Condyli occipitales) 125
4.6.1. Variabilität und Funktion der Condyli occipitales beim rezenten Menschen 125
4.6.2. Variabilität und Funktion der Condyli occipitales bei den Pongiden 133
4.6.3. Eigene Beobachtungen 135
4.6.4. Die Condyli occipitales bei den Vertretern der Species Homo erectus und des Genus Australopithecus 136
4.6.5. Eigene Untersuchungen 14o
4.6.6. Interpretation der Beobachtungen 144
4.6.7. Zur Pathologie der Kondylen bei PITHECANTHROPUS IV 15o

4.7. Die Fossa mandibularis 151
4.7.1. Die Fossa mandibularis bei den chinesischen Vertretern des Homo erectus 151
4.7.2. Die Fossa mandibularis bei den javanischen Vertretern des Homo erectus 153
4.7.3. Die Fossa mandibularis bei den afrikanischen Vertretern des Homo erectus 155
4.7.4. Die Fossa mandibularis in der Gattung Australopithecus 157
4.7.5. Vergleichend-morphologische Betrachtungen zum Bau der Gelenkgrube von Biegert (1956) 16o
4.7.6. Diskussion 165
4.7.7. Zusammenfassung 173

Seite

4.8. Tympanicum und Petrosum 176
4.8.1. Einführung 176
4.8.2. Tympanicum und Petrosum bei den chinesischen Vertretern des Homo erectus 176
4.8.3. Tympanicum und Petrosum in der Gattung Australopithecus 18o
4.8.4. Vergleichend-morphologische Betrachtungen von Biegert (1956) 182
4.8.5. Vergleichend-morphologische Betrachtungen von Vogel (1966) und Engeling (1979) 186
4.8.6. Beiträge von Wood & Dean (1981) und Schmidt & Dahm (1977) 191
4.8.7. Diskussion 193

4.9. Basis cranii interna 2o3
4.9.1. Einführung 2o3
4.9.2. Verlauf der Arteria meningea media 2o3
4.9.3. Fossa cerebellaris et cerebralis 2o4
4.9.4. Lagebeziehung und Distanz zwischen Opisthocranion und Protuberantia occipitalis interna 2o7
4.9.5. Die Eminentia arcuata und benachbarte Strukturen 2o9
4.9.6. Vorwölbung der Fossae cerebellares nach außen 21o
4.9.7. Die Pyramide 211
4.9.8. Crista sylvii und div. weitere Strukturen 216
4.9.9. Zusammenfassung der wichtigsten Erscheinungsformen der Basis cranii interna bei den fernöstlichen Exemplaren des Homo erectus und Vergleich mit OH 9 216

5. Zusammenfassung und phylogenetische Bewertung von PITHECANTHROPUS IV 222

	Seite
6. Literaturverzeichnis	231
7. Tabellen	239
8. Abbildungen	244

1. Einführung

Gegenstand dieser Arbeit ist die Schädelbasis von PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4), die im Jahre 1939 von javanischen Sammlern, welche für G. H. R. von Koenigswald arbeiteten, neben weiteren Teilen des Schädels entdeckt wurde. Eine vorläufige Beschreibung aller von PITHECANTHROPUS IV vorliegenden Schädelteile und eine Gesamtrekonstruktion des Schädels wurde von Weidenreich (1945) vorgestellt. PITHECANTHROPUS IV ging in zahlreiche weitere Publikationen Weidenreichs (1940a, b, 1943, 1951 u. a. m.) als Vergleichsexemplar ein, so daß dieser Fund, besonders was die metrischen Aspekte betrifft, ausführlich erfaßt und seine Stellung diesbezüglich zu weiteren Exemplaren der Species Homo erectus, die bis dahin bekannt waren, ausführlich diskutiert wurde.

In den letzten Jahrzehnten haben zahlreiche weitere Funde unser Bild der fernöstlichen Variante des Homo erectus erweitert. Das Ziel dieser Arbeit sollte deshalb ursprünglich sein, eine ausführliche Beschreibung der Schädelbasis von PITHECANTHROPUS IV zu geben, die morphologischen Unterschiede dieser bisher stark vernachlässigten Schädelpartie im Vergleich mit anderen Exemplaren herauszuarbeiten und die phylogenetische Stellung des Exemplars zu den ihm zeitlich folgenden javanischen und chinesischen Funden des Homo erectus zu erörtern. Dazu wäre die Kenntnis der für den Vergleich infrage kommenden Originalfunde erforderlich gewesen. Es war jedoch nicht möglich, zu einem wesentlichen Teil der Funde Zugang zu erhalten (PITHECANTHROPUS VI: partiell, PITHECANTHROPUS VII und PITHECANTHROPUS VIII; für

Sambungmachan stand die Erstbeschreibung noch aus). Darüberhinaus hatte die Bearbeitung des vorliegenden Materials inzwischen ergeben, daß der einem wichtigen Detail der Basis zugeschriebene "Merkmalscharakter" aufgrund von funktionellen Abhängigkeiten, die mit der Gesamtkonstruktion des Schädels zusammenhängen, im vorgegebenen Rahmen der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Menschen nicht aufrechterhalten werden konnte.

Diese Hindernisse zwangen dazu, einen größeren und anderen Rahmen für den Vergleich zu suchen. Dieser ergab sich durch die besondere zeitliche Stellung von PITHECANTHROPUS IV als einem der ältesten Funde der Species Homo erectus überhaupt. Neuere, absolute Datierungen der das Fossil einst führenden Putjangan (Pucangan) Schichten mit Djetis-Fauna setzen einen Teil dieser Schichten zeitlich den Homo habilis führenden Schichten Olduvai's in Afrika gleich (Ninkovich & Buckle, 1978; Jacob & Curtis, 1971; Semah, F., Semah, A.-M., Sartono, Zaim & Djubiantono, 1981/82).

Von einigen Autoren wurde PITHECANTHROPUS IV auch morphologisch mit Homo habilis in Verbindung gebracht, bzw. in seine Nähe gerückt (Tobias & v. Koenigswald, 1964; Corrucini, 1974; Picq, 1982 etc.). Zudem hatten neue Ramapithecinenfunde aus Ungarn und China sowie ein sehr früher Homo erectus-Fund aus China (Yuanmou, YUNNAN) die Frage nach dem Ursprungsort der Hominiden wieder aufgeworfen.

Der Rahmen für diese Arbeit wurde schließlich so gewählt, daß er die zeitlich älteren Funde des Homo erectus aus Java und die von Weidenreich (1943) vorgestellten Funde Chinas im fernen

Osten sowie als afrikanische Vergleichsexemplare OH 9 und einige ausgewählte, gut erhaltene Exemplare des Homo habilis und der Gattung Australopithecus erfaßte. Diese Auswahl versprach, die Gestaltung der verschiedenen Strukturen der Basis über einen größeren Zeitraum hinweg erfassen und Entwicklungstrends sowie phylogenetische Beziehungen feststellen zu können. Dabei war es ein besonderes Anliegen, die Bedeutung der Einzelstrukturen von ihrer Funktion her als auch in Bezug auf die Gesamtkonstruktion des Schädels und seiner jeweiligen Lagerung auf der Wirbelsäule zu ergründen.

Wenige Monate vor Abschluß der Arbeit wurden die Exemplare KNM-ER 3733 und KNM-ER 3883 von East Rudolf (Lake Turkana), die mit wahrscheinlich ca. 1,6 Mio. Jahren zu den ältesten Vertretern des Homo erectus in Afrika zählen, als Abgüsse freigegeben und konnten noch in die Untersuchung einbezogen werden.

Die mehrmalige Erweiterung des Rahmens der Arbeit führte dazu, daß einzelne Gruppen im morphologischen Vergleich ausführlicher behandelt werden als andere. So bleibt beispielsweise der sehr ins Detail gehende Vergleich der fernöstlichen Varianten des Homo erectus als Kernstück bestehen. Aus zeitlichen Gründen war es nicht möglich, nach einem einheitlichen Gesamtkonzept sämtlichen Strukturen der Basis bzw. allen Exemplaren den gleichen Raum zu geben, dazu wäre eine Revidierung des Konzepts von Grund auf erforderlich gewesen. Die Betonung des Vergleichs der fernöstlichen Exemplare des Homo erectus brachte als Resultat eine umfangreichere Kenntnis der Variabilität dieser geographischen Variante, einen umfassenderen

Eindruck über die Größe ihres sexuellen Dimorphismus und Hinweise auf die Veränderung von Strukturen bzw. der Gesamtkonstruktion des Hirnschädels in größerem zeitlichen Rahmen in diesem Gebiet.

Der Vergleich beschränkte sich fast ausschließlich auf Exemplare, die als Original oder als Abguß vorlagen. Eine vorherige Durchsicht der infrage kommenden Literatur hatte zu der Überzeugung geführt, daß der differenzierte Bau der Schädelbasis die gestellte Aufgabe der Entdeckung von Lagebeziehungen einzelner Strukturen zueinander und ihr Bezug zur Gesamtschädelkonstruktion nur dieses Vorgehen rechtfertigt. So fallen zwar mehrere interessante Exemplare für den Vergleich aus, wie beispielsweise die neueren Funde aus China (Chou-kou-tien, Longtangdong), doch schien diese Reduzierung nicht nur vertretbar, sondern erforderlich. Die meisten vorliegenden Beschreibungen der Funde sind nämlich so angelegt, daß sie den hier vorliegenden Bedürfnissen nicht entsprechen. Es sei hier die Hoffnung ausgedrückt, daß diese Einschränkung zu einer sichtbaren Bereicherung in anderer Hinsicht geführt hat.

Zur besseren Kenntnis der Variabilität der Strukturen wurden größere Sammlungen rezenter Primaten, besonders der Pongiden und des rezenten Menschen, zum Vergleich herangezogen und in einigen Aspekten durch präparatorische Untersuchungen an menschlichen Leichen ergänzt.

Hauptzweck dieser Arbeit ist es, die Schädelbasis von PITHECANTHROPUS IV ausführlich zu beschreiben und die phylogenetische Stellung des Exemplars im Rahmen der Hominidenevolution nochmals zu beleuchten.

Mein besonderer Dank gilt meinen beiden Lehrern, Herrn Professor Dr. R. Protsch und Herrn Professor Dr. G.H.R. von Koenigswald†. Hierbei möchte ich Herrn Professor Dr. G.H.R. von Koenigswald zuerst anführen, und dies vor allem deshalb, weil meine Gefühle der Dankbarkeit ihn nicht mehr erreichen können. Ich bin ihm verbunden dafür, daß er mir die Schädelbasis von PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) zur Bearbeitung überlassen hat sowie für die Möglichkeit, seine Sammlungen und seine Bibliothek benutzen zu dürfen und auch für die in vielerlei Hinsicht anregenden Gespräche. Herrn Professor Dr. R. Protsch möchte ich vornehmlich dafür danken, daß er mir völligen Freiraum zur Gestaltung dieser Arbeit ließ. Er versuchte sie jederzeit zu fördern, kam meinen Wünschen immer wieder spontan entgegen und bot Unterstützung, wo immer er konnte. Auch bin ich ihm für wertvolle Hinweise und Anregungen, für die Überlassung von Literatur und für die Benutzung seiner Bibliothek und Sammlung zu Dank verpflichtet.

Herrn Dr. J.-L. Franzen möchte ich als Nachfolger von Prof. Dr. G.H.R. von Koenigswald für das Interesse danken, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, für seine hilfreiche Unterstützung und für die Anfertigung der Negativaufnahmen des Originals. Auch Frau Pantak sei an dieser Stelle für ihre Arbeit herzlich gedankt.

Mein Dank gilt weiterhin den Verwaltern verschiedener Sammlungen, so Herrn Prof. Dr. Kuhn und Herrn Dr. Dr. Schultz vom Anatomischen Institut der Universität in Göttingen, für die Möglichkeit, an der Blumenbach-Sammlung arbeiten zu können, sowie Herrn Dr. Kock und Herrn Lütt vom Natur-Museum und Forschungs-

Institut Senckenberg, Frankfurt (Main), für den Zugang zur Primatensammlung. Für die Erlaubnis, an menschlichen Leichen präparatorisch arbeiten zu dürfen, bin ich dem ehemaligen geschäftsführenden Direktor des Zentrums der Morphologie (Senckenbergische Anatomie) der J.W. Goethe-Universität, Frankfurt (Main), Herrn Prof. Dr. Winkler, sowie Herrn Prof. Dr. Maier, Herrn Prof. Dr. Frotscher, Frau Klauer und vor allem Herrn Schneck für sein Entgegenkommen verpflichtet.

Herrn Dr. Dr. Schultz und Frau Smith danke ich für die Erstellung und Überlassung von röntgenologischen und fotographischen Aufnahmen eines deformierten Schädels aus der Sammlung des Anatomischen Institutes der Universität Göttingen. Für anregende Diskussionen bzw. technische Hinweise, Unterstützung bezüglich der Literatur u. a. m. bin ich Herrn Prof. Dr. Klima sowie Herrn Prof. Dr. Maier vom Zentrum der Morphologie der J.W. Goethe-Universität, Frankfurt (Main), Herrn Dr. Ewald von der Orthopädischen Universitätsklinik Friedrichsheim, Frankfurt (Main), Herrn Architekt Kirmes als auch Herrn Dr. R. Barckhausen vom Botanischen Institut der J.W. Goethe-Universität, Frankfurt (Main), und Herrn Dr. Henke vom Institut für Anthropologie der Johannes Gutenberg-Universität, Mainz, verbunden.

Besonders herzlich möchte ich allen jenen danken, die mich während der gesamten Entstehungszeit meiner Arbeit in unterschiedlichster Art und Weise unterstützten, so meinem Bruder, Herrn R. Plhak, für seine Beratung und Diskussion bezüglich technischer Grundlagen, ebenso den Mitarbeitern des Institutes der Anthropologie und Humangenetik für Biologen der J.W. Goethe-Universität, Frankfurt (Main), so Frau I. Müller für die Anfertigung der fotographischen Arbeiten und ihre Hilfe und Be-

ratung bei den zeichnerischen Darstellungen sowie auch Frau Richter und Frau Golle. Bei Herrn Dr. G. Lange möchte ich mich überaus herzlich für die stilistische Korrektur des Manuskripts bedanken.

2. Material und Methoden

Das dieser Untersuchung zugrundeliegende Originalmaterial, die Schädelbasis von PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) sowie folgende im Original bzw. im Abguß vorliegende javanische Vergleichsexemplare stammen aus der Sammlung von Prof. Dr. G.H.R. von Koenigswald (Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Abt. Paläanthropologie, Frankfurt am Main:

Modjokerto (Perning 1)	Original
PITHECANTHROPUS II (Sangiran 2)	"
PITHECANTHROPUS III (Sangiran 3)	"
PITHECANTHROPUS I (Trinil 2)	Abguß
PITHECANTHROPUS VI (Sangiran 1o)	"
PITHECANTHROPUS VII (Sangiran 12)	" .

Alle übrigen, in Form von Abgüssen vorliegenden fossilen Vergleichsexemplare stammen aus der Sammlung des Institutes der Anthropologie und Humangenetik für Biologen der J.W. Goethe-Universität Frankfurt am Main und der Privatsammlung von Prof. Dr. R.R.R. Protsch. Wenige, sehr ausführliche Beschreibungen zu einzelnen Strukturen der Basis wurden der Literatur entnommen.

Das rezente menschliche Vergleichsmaterial stammt aus dem Anatomischen Institut der Universität Göttingen, vornehmlich der Blumenbach-Sammlung, aus dem Institut der Anthropologie und Humangenetik für Biologen der Universität Frankfurt und der Sammlung von Prof. Dr. G.H.R. von Koenigswald (Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt am Main). Das rezente nicht-menschliche Vergleichsmaterial kommt

aus dem Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt am Main, sowie aus dem Institut der Anthropologie und Humangenetik für Biologen der J. W. Goethe-Universität, Frankfurt am Main. Die präparatorischen Untersuchungen an menschlichen Leichen wurden im Zentrum der Morphologie, Senckenbergische Anatomie, der J. W. Goethe-Universität, Frankfurt am Main durchgeführt.

Wenn nicht im Text anders erwähnt, folgt diese Arbeit der in Martin-Saller (1957/1959) und Weidenreich (1940b, 1943, 1945, 1951) verwendeten Methodik und Terminologie. Unterlagen die bei Weidenreich verwendeten Begriffe inzwischen einem starken Wandel, so wurden die dem heutigen Sprachgebrauch entsprechenden Termini im beschreibenden Teil in Klammern zugefügt.

Auf die Anwendung der taxonomischen Nomenklatur, wie sie Campbell (1963, 1965) eingeführt hat, wurde verzichtet, weil diese den hier vorliegenden Bedürfnissen nicht entgegenkommt und den dynamischen Aspekten der evolutiven Entwicklung zu wenig Ausdruck läßt. Dies betrifft nicht nur ihre festgelegten zeitlichen Grenzen, die gleiche Evolutionsgeschwindigkeit von Populationen in unterschiedlichen geographischen Regionen voraussetzt, sondern auch ihre fixierten geographischen Grenzen, die bei Ausbreitung von Populationen über die Grenzen der Erdteile hinweg den Grad ihrer wahren verwandtschaftlichen Beziehungen zu wenig berücksichtigt. Weitere kritische Anmerkungen dazu finden sich u. a. auch bei Howells (1980).

Stattdessen wurde die ursprüngliche Bezeichnung der javanischen und chinesischen Exemplare als PITHECANTHROPUS

und SINANTHROPUS beibehalten. PITHECANTHROPUS und SINANTHROPUS werden als lokale geographische Varianten der Species Homo erectus verstanden und der afrikanischen Variante der Species gegenübergestellt.

Die beigefügten Tabellen (Tab. 1a+1b) sollen einen groben Eindruck über die zeitliche Stellung von PITHECANTHROPUS IV zu weiteren Exemplaren des Homo erectus vermitteln. Die in dieser Arbeit verwendeten Vergleichsexemplare sind speziell gekennzeichnet.

Einer besonderen Erwähnung bedarf noch die taxonomische Zuordnung verschiedener Exemplare. Das Exemplar von Eyasi, ursprünglich von div. Autoren dem Homo erectus zugeordnet, wird von Protsch (1976, 1981) zu Homo sapiens rhodesiensis gestellt.

Teilweise sehr umstritten ist die taxonomische Stellung mehrerer Funde, die hier als Vergleichsexemplare herangezogen werden und die vom überwiegenden Teil der Autoren in die Gattung Australopithecus bzw. zu Homo habilis gestellt werden. Als ein Beispiel für die teilweise beachtlichen Differenzen bezüglich einer Zuordnung mag das Exemplar KNM-ER 18o5 von East Rudolf (Lake Turkana) dienen. Dieses Exemplar wird von Walker & R.E.F. Leakey (1978) zur "grazilen" ostafrikanischen Variante des Australopithecus gestellt. White, Johanson & Kimbel (1981) ordnen es provisorisch dem Homo habilis zu, während es von Howell (1978) und Wolpoff (198o) dem Homo erectus zugeordnet wird und Wood & Dean (1981) es für vereinbar halten, diesen Fund entweder zu Australopithecus boisei oder in die Gattung Homo zu stellen.

Die Diskussion bezüglich der Zuordnung der übrigen Exemplare dreht sich bevorzugt um die Fragen, ob

1. die "grazilen" Exemplare von East Rudolf in die Gattung Australopithecus oder zu Homo habilis zu stellen sind und ob
2. Homo habilis - ein bisher nur provisorisch eingeführtes Taxon - eine ostafrikanische Variante des südafrikanischen Australopithecus darstellt.

Außerdem ist durch neue Datierungen und Korrelationen von Fundstätten (Brown, 1982; Boaz, Howell & McCrossin, 1982 und Day, 1982) erst kürzlich die Geschichte der evolutiven Entwicklung von Australopithecus afarensis in Frage gestellt worden, besonders was die bisherige Annahme betrifft, daß A. afarensis die Stammform von A. africanus darstellt und daß das bisher bekannte Material von A. afarensis als homogen und monospezifisch anzusehen ist.

Um bei diesem Stand der außerordentlich strittigen taxonomischen Zuordnung eine brauchbare Gruppierung als Arbeitsgrundlage zu besitzen, erwies es sich als durchaus praktikabel, den Weg von Wood & Dean (1981) einzuschlagen. Die beiden Autoren arbeiten mit den Begriffen "grazile" und "robuste" Australopithecinen und betrachten Individuen, deren taxonomische Stellung sie als fraglich ansehen, als individuelle plio-pleistozäne hominide Exemplare und überlassen es ihrem morphologischen Vergleich, ob sich Richtungen für eine Zuweisung der Funde im Verlauf der Arbeit ergeben. Als einziges Vergleichsexemplar der infrage gestellten Stammgruppe A. afarensis wurde hier Al 166-9 einbezogen.

Als ganz grober Bezugsrahmen soll hier folgende Zuordnung zugrundegelegt werden:

"robuste" Australopithecinen	: OH 5, KNM-ER 406 (A. boisei)
"grazile" Australopithecinen	: Sts. 5 (A. africanus)
Homo habilis	: OH 24, KNM-ER 1813
A. afarensis?	: Al 166-9
A. boisei?	: L 338y:6 (Omo).

Auf die chronologische Einordung der hier verwendeten Exemplare kann nicht eingegangen werden. Dazu sei auf die diesbezügliche Fachliteratur (u.a. Oakley & Campbell, 1967, 1975; Oakley, Campbell & Molleson, 1981; Wu Rukang, 1981; Semah, F., Semah, A.-M., Sartono, Zaim & Djubiantono, 1981/82; Brown, 1982; Ninkovich & Burckle, 1978, White, Johanson & Kimbel) verwiesen.

3. Beschreibung von PITHECANTHROPUS IV

3.1. Einführung

PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) ist in den Jahren nach seiner Entdeckung in zahlreichen Publikationen vorgestellt bzw. erwähnt worden. Die ausführlichste Beschreibung des Exemplars stammt von Weidenreich (1945). Weitere, weniger ausführliche Angaben finden sich bei v. Koenigswald und Weidenreich (1939), v. Koenigswald (1942, 1949, 195oa) und Weidenreich (194oa, b, 1943, 1947, 1951). Nach Weidenreichs Angaben machten es die zahlreichen Brüche, Dislokationen und teleskopartigen Verschiebungen sehr schwierig, die ursprüngliche Größe und Form des Schädels in exakten Werten auszudrücken. Trotzdem hat Falkenbach unter Anleitung Weidenreichs eine Gesamtrekonstruktion des Schädels geschaffen. Die dieser Arbeit zugrundeliegende Rekonstruktion der Basis wurde von Cheng - ebenfalls unter Aufsicht Weidenreichs - ausgeführt.

Im Rahmen dieser Arbeit soll auf die Beschreibung des Exemplars durch Weidenreich (1945) nur dann zurückgekommen werden, wenn sich Differenzen in der Beurteilung des Schädels und seiner einzelnen Strukturen zu Weidenreich ergeben. Die metrischen Daten, die Weidenreich in dieser und anderen Publikationen zu PITHECANTHROPUS IV anführt, beziehen sich zu einem beträchtlichen Teil auf die Gesamtrekonstruktion des Schädels. Aufgrund der starken Verzerrungen, die in die Werte eingegangen sind, sind diese mit viel Vorsicht zu behandeln und für Vergleiche nur mit Vorbehalten verwendbar.

Aufgrund der starken Reduzierung des Aussagewertes der metrischen Daten soll im Rahmen dieser Arbeit weitgehend auf eine

Diskussion und einen Vergleich mit anderen Exemplaren diesbezüglich verzichtet werden. Dazu sei besonders auf die Publikationen Weidenreichs (1943, 1945, 1951) und auf neuere Publikationen, besonders auf die von Jacob (1966, 1972b, c, 1973, 1975) und von Sartono (1968, 1973) verwiesen, die die Stellung von PITHECANTHROPUS IV im Rahmen der übrigen fernöstlichen Vertreter des Homo erectus in metrischer Hinsicht ausführlicher diskutieren.

3.2. Basis cranii externa

Grundlage dieser Arbeit bildet lediglich die Schädelbasis des Exemplars. Dabei handelt es sich im wesentlichen um deren hintere und mittlere Teile. Die Bruchlinie verläuft so, daß außerdem auch geringe Partien, die üblicherweise schon zur Kalotte gezählt werden, vorhanden sind. Der hintere Teil der Schädelbasis ist nahezu vollständig erhalten. Lediglich geringe Areale im Bereich der Fossae cerebellares, der Partes laterales des Os occipitale (li), sowie der Processus mastoideus (li), der Processus paramastoideus (li) und kleinere Partien der lateralen Schädelwand fehlen. Der mittlere Teil der Schädelbasis ist im wesentlichen in seinen lateralen und hinteren Teilen vorhanden. Der Vorderrand des Foramen occipitale magnum, der Apex partis petrosae beiderseits, dabei links mehr als rechts, sowie die medialen und vorderen Teile des Os sphenoidale fehlen völlig. Auch kleinere Areale der Schädelwände in diesem Abschnitt sind rekonstruiert.

Der vordere Bruchrand verläuft auf der rechten Seite medial vom Foramen spinosum nach vorn lateral zur Schädelwand, zunächst etwa in Höhe des Schuppenrandes des Os temporale und danach nahezu im Bereich des Sulcus supratoralis bleibend

nach hinten. Auf der linken Seite zieht sich der Bruchrand ebenfalls in Höhe des Foramen spinosum nach vorn, wendet sich aber auf kurzer Strecke nach medial, biegt vor dem Sinus sphenoideus abrupt nach lateral und hinten um und erstreckt sich auf der Seitenwand etwas höher hinauf als auf der rechten Seite. Im hinteren Teil ist der Bruchrand wieder annähernd in Höhe des Sulcus supratoralis zu verfolgen.

3.2.1. Facies lateralis dextra (Abb. 2a, b)

Die Facies lateralis dextra zeigt das Exemplar von der besser erhaltenen Seite. Das auffallendste in dieser Ansicht sind die stark hervortretenden Superstrukturen des Schädels, insbes. die Crista supramastoidea, die eine kräftige, annähernd kreisförmige Erhebung des auslaufenden Jochbogens darstellt. Der Jochbogen ist abgebrochen, doch ein breiter, sich deutlich eintiefender Sulcus processus zygomatici weist auf eine starke Ausladung des Jochbogens hin. Die hintere Wurzel des Jochbogens und die sich anschließende Crista supramastoidea verleihen dem Porus acusticus externus den Charakter einer Überdachung. Der Porus acusticus externus tritt deshalb auch auffallend hinter dem Auriculare nach medial zurück, was in der Ansicht von unten noch besser zum Ausdruck kommt.

Der Meatus acusticus externus ist komprimiert. Von seinem Vorderrand sind Teile zusammen mit den angrenzenden Teilen der Jochbogenwurzel abgebrochen. Die enorme Robustizität des Schädels äußert sich auch besonders klar in der enormen Dicke des Tympanicum. Die vordere Wand des Tympanicum nimmt nach oben hin an Dicke zu, was im Zusammenhang mit der Fossa mandibularis an anderer Stelle noch eingehender behandelt wird.

Die hintere Wand des Porus zeigt sich gezahnt und lehnt sich eng an den Processus mastoideus an. Der Boden des äußeren Gehörganges bildet mit den beiden Seitenwänden einen äußerst kräftigen, weit nach unten vorstoßenden Knochengrat. Die Form der äußeren Ohröffnung stellt ein langgestrecktes Oval dar, das auf dieser Seite durch den Einfluß der erwähnten Kompression noch betont wird. Die Höhe der Ohröffnung, d.h. ihr vertikaler Durchmesser, beträgt 21 mm, ihre Länge, d.h. ihr horizontaler Durchmesser, 7 mm. Als morphologische Besonderheit zeigt sich auf der rechten Seite eine kleine Spina supra meatum.

Der laterale, vordere Teil der Fossa mandibularis ist zerstört, der mediale Teil nach hinten einwärts tordiert. Das Planum praeglenoidale (Fossa infratemporalis) zeigt eine steil nach vorn und oben gerichtete Stellung.

Die mit dem Torus occipitalis transversus assoziierten Strukturen sind durch einen tiefen, breiten Sulcus supramastoideus von der Crista supramastoidea getrennt. Den hinteren Teil des Schädels beherrscht ein kräftiger Torus occipitalis transversus, der nach oben in einen deutlich entwickelten Sulcus supratoralis übergeht. Am Unterrand des Torus hebt sich die Linea nuchae superior ab. Sie geht in ein kräftiges, lang ausgezogenes Tuberculum linearum über, das der Crista occipitalis externa aufsitzt. Nach vorn zu läuft die Linea nuchae superior unterhalb des Foramen mastoideum in Richtung des Processus paramastoideus aus.

Neben der Linea nuchae superior bestimmt ein zweiter Linienzug diese Seitenfläche: die Crista mastoidea, die erst im oberen Teil des Processus mastoideus als deutliche Erhebung hervortritt. Die Crista mastoidea zieht zunächst eine kurze Strecke annähernd parallel zu der nach vorn verstreichenden Linea nuchae superior

nach hinten oben, vergrößert im Bereich der Sutura parietomastoidea ihren Abstand zu dieser und läuft schließlich in den Torus angularis aus, der eine kontinuierlich ansteigende Erhebung darstellt. Die Superstrukturen: Torus occipitalis, Torus angularis und Crista supramastoidea liegen annähernd in einer Ebene, d.h. sie sind nur leicht gegeneinander versetzt.

Der hintere und untere Teil der Schädelbasis ist durch einen ausgesprochen kräftigen Processus mastoideus und einen enorm entwickelten Processus paramastoideus (Eminence juxtamastoïdienne) gekennzeichnet.

3.2.2. Facies lateralis sinistra (Abb. 3a,b)

Auf der linken Schädelseite sind der Processus mastoideus und der Processus paramastoideus rekonstruiert. Außerdem ist der Raum zwischen diesen und dem partiell vorhandenen Torus angularis ossis parietalis teilweise stark zerklüftet.

Die Crista supramastoidea zeigt sich auf dieser Seite gestreckter und nach hinten oben gerichtet. Die übrigen Strukturen lassen im Vergleich zur rechten Seite keine auffallenden Unterschiede erkennen. Besonders erwähnenswert ist jedoch, daß der Porus acusticus externus kaum verändert ist und dem ursprünglichen Zustand sehr nahe kommt. Seine Form ist ein längliches Oval, seine Höhe beträgt 18 mm, seine Länge 8 mm.

3.2.3. Facies basalis (Abb. 4a,b)

In dieser Ansicht zeigt sich sehr deutlich, daß die größte Breite des Schädels auf der Crista supramastoidea liegt. Von der Crista supramastoidea nach vorn zu verliert der Schädel auf

kurzer Strecke an Breite, was im wesentlichen auf die starke Kompression im vorderen und mittleren Bereich der Basis zurückzuführen ist. Nach hinten zu bilden der Torus und die mit ihm in Verbindung stehenden Superstrukturen die lateralen Konturen des Schädels. In der Ansicht von unten liegen die Akzente auf den erhaltenen Partien im mittleren und vorderen Teil des Schädels. Die Spitzen der Pyramiden beiderseits, auf der linken Seite auch der Processus infratubarius (Spina sphenoidalis, Proc. styliformis), der dazwischenliegende Clivus mit dem Vorderrand des Foramen occipitale magnum, sowie der Processus mastoideus und Processus paramastoideus (li) samt ihrer Basis sind rekonstruiert. Auf der rechten Seite ist ein kleines Areal zwischen Condylus occipitalis und Processus mastoideus rekonstruiert. Das Planum nuchae ist bis auf kleine Partien intakt.

Die hintere Kontur des Schädels zwischen der Crista supramastoidea beider Seiten beschreibt einen flachen Kreisbogen. Das Planum nuchae ist bis auf die sich stärker nach außen vorwölbenden Fossae cerebellares flach und nach hinten oben stark aufwärts gerichtet. Wie in den übrigen Ansichten, so wird der Schädel auch in dieser von den Superstrukturen und der Robustizität der Einzelstrukturen beherrscht.

Auf dem Planum nuchae lassen sich trotz der in einigen Teilen zerstörten Lamina externa zahlreiche Muskelmarken lokalisieren (Abb. 11a). Der Verlauf der Linea nuchae superior sowie Gestalt und Lage der Crista supramastoidea wurden bereits ausführlich beschrieben.

Die Crista occipitalis externa stellt eine breitbasige, wulstartige Erhebung dar und ist besonders im vorderen Teil zwischen den Impressiones des Musculus rectus capitis posterior minor kräftig entwickelt. Sie läuft in den verdickten Rand des Foramen occipitale magnum aus. Die Linea nuchae inferior ist deutlich sichtbar nur in ihrem medialen Teil entwickelt. Sie tritt hier als Erhebung zwischen den Ansatzstellen des M. semispinalis capitis und des M. rectus capitis posterior minor in Erscheinung und läuft lateralwärts in die sich dort vorwölbenden Fossae cerebellares aus. Das Ansatzfeld des M. semispinalis capitis läßt sich bis auf einen kleinen Bereich im medialen und anterioren Teil gut abgrenzen. Es liegt unmittelbar unterhalb der Linea nuchae superior, erstreckt sich weit nach lateral und endet dort beiderseits in einer deutlichen Impression, die unter einer erneuten Anschwellung des Torus occipitalis unmittelbar vor der Sutura lambdoidea liegt. Seine seitliche Ausdehnung zwischen den Endpunkten beträgt 93 mm, seine maximale sagittale Ausdehnung ca. 23 mm. Von besonderer Bedeutung ist jedoch, daß der rechte Strang des Muskels eine breitere Impression hinterläßt als der linke (50:43 mm), gemessen vom Tuberculum linearum bis zur lateralen Grenze der Impression. Im medialen, anterioren Bereich läßt sich die Grenze des Muskels nicht genau festlegen. Auf der rechten Schädelseite liegt über der lateralen Grenze des Muskels ein kleiner Höcker, der vermutlich diesem Muskel (evtl. auch dem M. trapezius) seine Entstehung verdankt.

Unmittelbar vor der Linea nuchae superior befinden sich beiderseits der Crista occipitalis externa zwei tiefe, längliche Gruben, die dem Ansatzfeld des M. rectus capitis posterior minor entsprechen dürften und sich bis nahe an den Hinterrand des Foramen

occipitale magnum erstrecken.

Das Ansatzfeld des M. rectus capitis posterior maior läßt sich nicht eingrenzen. Es dürfte - wie beim rezenten Menschen - in dem Feld lateral zwischen dem M. rectus capitis posterior minor und dem Processus paramastoideus gelegen haben. Auch das Insertionsfeld des M. obliquus capitis superior läßt sich nicht mit genügender Sicherheit einengen: auf der linken Schädelseite befindet sich medial vom Foramen mastoideum und unmittelbar hinter dem rekonstruierten Processus paramastoideus im Bereich der sich nach außen vorwölbenden Fossa cerebellaris eine deutlich abgrenzbare Impression. Sie dürfte dem hinteren Teil des Insertionsfeldes des M. obliquus capitis superior entsprechen. Auf der besser erhaltenen rechten Schädelseite findet sich in vergleichbarer Lage ebenfalls eine stark ausgeprägte Impression, deren Richtung aber mehr nach medial weist und die sich eng an den Verlauf des Processus paramastoideus anschließt. Sowohl die hintere als auch die vordere Grenze dieser Impression sind fließend.

Die Crista occipitalis externa geht in den aufgewulsteten Rand des Foramen occipitale magnum über. Die Größe des Foramens ist beträchtlich. Das Foramen stellt ein langes Oval dar mit einer Länge von 39 mm und einer Breite von 28 mm. Seine seitlichen Ränder sind teilweise, der vordere Rand ist fast vollständig rekonstruiert. Inwieweit Form und Größe des Foramens durch die Distorsion verändert wurden, läßt sich nicht feststellen.

Nahe dem vorderen Ende des Foramen occipitale magnum liegen die Condyli occipitales. Sie setzen sich von den sie umgebenden

Partien des Occipitale nach kaudal hin kaum ab. Ihre Achsen divergieren nach hinten zu und bilden einen Kondylenwinkel von 46 Grad miteinander. Die Größe der beiden Kondylen ist unterschiedlich, der Condylus der linken Seite ist 18,7 mm lang und 13,o mm breit; der Condylus der rechten Schädelseite 24,4 mm lang und 13,4 mm breit (gemessen jeweils von "vorn mitte" bis "hinten mitte"). Der Gelenkflächenabstand "vorn mitte" beträgt 3o,7 mm, der Gelenkflächenabstand "hinten mitte" beträgt 43,6 mm. Die größte Wölbung liegt beim rechten, gut erhaltenen Condylus im vorderen Bereich. Das vordere Ende zeigt sich leicht eleviert, auf seinem Sockel flach angesetzt, also nicht deutlich "gestielt", wie es für den rezenten Menschen charakteristisch ist. Die Gelenkfläche der linken Seite bildet mit der Horizontalen einen Winkel von ca. 21 Grad, die der rechten Seite einen Winkel von ca. 28 Grad.

Die Form der Gelenkfläche auf der rechten Seite läßt sich als ein Ellipsenquadrat (Misch, 19o5), mit einem vorderen, schmäleren elliptischen und hinteren, breiteren quadratischen bzw. rhombenförmigen Ende beschreiben. Die Form des kleineren linken Condylus dürfte dem rechten etwa entsprechen, obwohl Oberflächenstörungen im Bereich des vorderen Teiles der Gelenkfläche es verhindern, sich ein exaktes Bild zu machen. Ein Hilus ist nur beim rechten Condylus im vorderen medialen Teil angedeutet.

Die Wölbung der Kondylen ist insgesamt gering; beim rechten Condylus ist die Wölbung seiner Länge nach stärker ausgeprägt als in seiner Breite (Abb. 22i).

Unterhalb der Gelenkfläche findet sich (re) eine Leiste für die Ligamenta alaria. Der Sockel, auf dem der Condylus sitzt, ist kräftig. Der Canalis hypoglossus zeigt eine beträchtliche Distanz zur Gelenkfläche. Eine Fossa condylaris ist nur auf der linken Seite leicht angedeutet vorhanden. Der Canalis condylaris rechts hat eine kleinere Öffnung als links. Das Foramen jugulare der linken Seite ist nicht ganz freipräpariert. Das besser sichtbare Foramen jugulare der rechten Seite liegt zusammen mit dem Canalis condylaris und der Apertura externa canalis carotici in einer tiefen, weiten Öffnung.

Der rechte Processus paramastoideus (Eminence juxtamastoïdienne) gehört zum größten Teil dem Os temporale an. Da der Verlauf der Sutura occipitomastoidea nicht nachweisbar ist, läßt sich dies nur aus der Lagebeziehung zu den übrigen Teilen erschließen. Der Processus paramastoideus ist nahezu in seiner gesamten Länge erhalten; nur geringe Anteile im medialen Bereich wurden rekonstruiert. Er stellt einen etwa 35 mm langen und von hinten lateral (2o mm) nach vorn medial (6 mm) ansteigenden Längswulst dar, der vom Foramen mastoideum in Richtung der Fossa jugularis zieht.

Allem Anschein nach steht seine Ausbildung mit der Nackenmuskulatur in Zusammenhang: seine am weitesten lateral liegende und hinterste Partie mit dem M. obliquus capitis superior, der an den Seitenwänden und im angrenzenden Sulcus seinen Ursprung genommen haben dürfte. Im medialen Abschnitt des Processus paramastoideus lassen sich Reste einer schwachen Apophyse des M. rectus capitis lateralis nachweisen.

Processus paramastoideus und Processus mastoideus sind durch eine mäßig tiefe Incisura mastoidea voneinander getrennt, die ihren Verlauf über einen nach medial hinten gerichteten Bogen in Richtung auf die Vagina processus styloidei nimmt.

Der rechte Processus mastoideus ist als mächtiger Knochenzapfen entwickelt, dessen Spitze in bezug auf die Gesamtkonstruktion eine auffallend mediale Lage einnimmt und etwa in der Mitte zwischen der maximalen Ausladung des Schädels auf der Crista supramastoidea und dem lateralen Rand des Condylus occipitalis derselben Seite zu liegen kommt. In seiner Verlaufsrichtung und in seiner Form erinnert er nach Weidenreich (1945) an anthropoide Verhältnisse. Die enorme Entwicklung des Processus mastoideus wird zusätzlich durch eine kräftige Crista mastoidea betont. Seine Dimensionen lassen sich schwer in Werte fassen. Sein größter Durchmesser liegt nicht wie bei Homo sapiens in sagittaler, sondern in transversaler Richtung. Die Maße sind folgende: Länge (sag.): 34 mm, Breite (transv.): 16 mm, Höhe: 14 mm. Die Höhe wurde vom Boden der Incisura mastoidea aus gemessen. Mit der Orientierung des Processus mastoideus unterscheidet sich auch die Verlaufsrichtung der Incisura mastoidea erheblich von der beim rezenten Menschen. Bei PITHECANTHROPUS IV weist sie stark nach medial.

Die lateral auf dem Planum nuchae ihren Ursprung bzw. Ansatz findende Muskulatur läßt sich wie am rezenten Menschen im einzelnen kaum festlegen. Die Crista mastoidea dürfte im wesentlichen durch den Zug des M. splenius capitis hervorgerufen worden sein.

Das Ursprungsfeld des M. sternocleidomastoideus müßte unmittelbar davor und darunter gelegen haben. Das Insertionsfeld des M. longissimus capitis wäre hinter und unter dem des M. splenius capitis anzusetzen. Es ist offenkundig, daß sich die Muskulatur bis zur Spitze des Processus mastoideus erstreckte.

Eine besondere Schwierigkeit für die Zuordnung der Muskulatur zu den entwickelten Knochenleisten besteht darin, daß die Crista mastoidea und der laterale, sichtbare Teil der Linea nuchae superior auf kurzer Strecke mehr als 1o mm getrennt voneinander verlaufen. Während beim rezenten Menschen im allgemeinen der M. sternocleidomastoideus und der M. splenius capitis eng untereinander liegend an der Linea nuchae superior anheften, ist bei PITHECANTHROPUS IV die Situation diesbezüglich unklar. Das Auslaufen des einen Teils der Linea nuchae superior im Bereich des Foramen mastoideum könnte mit ein Ausdruck für die Asymmetrie der Muskulatur bei einem auch sonst stark asymmetrisch gebauten Schädel sein. Es darf aber durchaus angenommen werden, daß der Ansatzmodus der Muskulatur dem des rezenten Menschen sehr ähnlich war.

Beide Petrosa sind nur im lateralen und mittleren Teil vorhanden. Die Grenzen zwischen der Pars petrosa und Pars tympanica lassen sich - wie auch nicht anders zu erwarten - nicht festlegen. Der Tympanalgang der rechten Seite ist in dorso-ventraler Richtung stark komprimiert: die vordere Wand hat sich der hinteren stark genähert, wie bereits in der Seitenansicht beschrieben wurde. Das Tympanicum ist, wie die meisten übrigen Strukturen, von enormer

Dimension, besonders was seine Dicke und seine vertikale Ausdehnung betrifft. Der laterale Rand des Tympanalganges tritt hinter der mächtigen Crista supramastoidea weit nach innen zurück. Seine obere Begrenzung ist um 2o mm gegenüber der Crista supramastoidea nach medial versetzt, die untere Begrenzung sogar um 26 mm. Der Boden des linken Tympanalganges zeigt nahe dem lateralen Rand einen Bruch mit Dislokation der Crista tympanica.

Das Tympanicum ist wie beim rezenten Menschen nahezu vertikal orientiert. Die beiden nach unten konvergierenden Seitenwände bilden eine massive, gratähnliche Crista tympanica (Crista petrosa), die auf die Schädelmitte zu an Höhe verliert und etwa in deren Mitte sich eine - wenn auch stark gerundete - Spina petrosa (Proc. vaginalis) befindet. Die vordere Wand des Tympanicum ist konkav gestaltet und zeigt in dem der Gelenkgrube zugewandten Teil eine deutliche Verstärkung. Vor dem medialen Rand des Tympanicum (re) und leicht nach vorn medial versetzt liegt ein außerordentlich kräftiger Processus infratubarius (Proc. styliformis, Spina sphenoidalis).

Die hintere Wand des Tympanicum zeigt mehrere Rinnen, die den Verlauf von Gefäßen und Hartteilen widerspiegeln. Auch hier wird die außergewöhnliche Mächtigkeit dieser Struktur noch einmal deutlich: die hintere Wand hebt sich teilweise bis zu 15 mm und mehr von der dahinterliegenden Basis ab.

Auf etwa gleicher sagittaler Höhe mit dem Processus infratubarius liegt hinter dem medial auslaufenden Rand des Tympanicum die

Apertura externa canalis carotici. Die Öffnung des Kanals weist überwiegend nach hinten, was wohl mit der starken vertikalen Entwicklung des Tympanicum in diesem Teil zusammenhängt und so zu einer nur scheinbar größeren Öffnung des Kanals als beim rezenten Menschen führt.

Der Verlauf der axialen Linien zwischen Tympanicum und Petrosum läßt sich nicht bestimmen. Das gleiche gilt für den Winkel, den die beiden Längsachsen der Pyramiden miteinander bilden.

Lateral von der Apertura externa des Canalis caroticus lassen sich die Abdrücke von Gefäßen (Bulbus v. jugularis superior bzw. V. jugularis interna) als breite Öffnung mit anschließender Rinne an der Hinterwand des Tympanicum erkennen. Unmittelbar daneben - und besonders auf der besser erhaltenen rechten Seite als mehr oder minder markanter Einschnitt ausgeprägt - zeichnet sich die Vagina processus styloidei ab, die beiderseits nach medial geneigt ist. Der Processus styloideus selbst ist nicht erhalten. An der Basis der Vagina befindet sich eine kleine Vertiefung.

Ob und zu welchen Anteilen der Processus styloideus aus "Knorpel" bestand, läßt sich nicht sagen. Die Vagina endet annähernd hinter der Spina cristae petrosae (Processus vaginalis), und zwar leicht nach medial versetzt.

Die Fossa mandibularis (Fossa glenoidalis) der linken Seite ist fast vollständig erhalten. Nur geringe Teile ihrer lateralen Begrenzung sind mit dem hinteren Ansatz des Jochbogens verlorengegangen. Auf der rechten Seite fehlen erhebliche Anteile der vorderen und lateralen Wand. Auf dieser Seite zeigen sich auch die Folgen der Kompression im vorderen Bereich des Schädels besonders deutlich:

der Processus entoglenoidalis (Processus medialis, Proc. endoarticularis) ist in die Gelenkgrube hinein verschoben, während im lateralen Abschnitt die Fossa mandibularis nach außen klafft. Dies wird zusätzlich noch durch die Kompression des Tympanicum betont. Der Zusammenhalt der Strukturen läßt auch hier auf eine Kompression des Schädels in "frischem Zustand", d.h. als der Knochen noch einen größeren Anteil an Kollagen enthielt, schließen.

Auch die Fossa mandibularis der linken Seite zeigt eine minimale Störung desselben Musters: der Processus entoglenoidalis ist ganz leicht nach hinten verschoben, wobei möglicherweise die mediale Wand des Foramen spinosum geborsten ist. Beide Fossae blicken nach vorn medial.

Eine hervorstechende Besonderheit der Fossa mandibularis ist ihre große Tiefe. Die beigefügten Risse (Abb. 26a) sollen dies veranschaulichen. Die Länge der Fossa auf der gut erhaltenen linken Seite dürfte durch die Kompression nur unwesentlich verändert sein. Die Breite der artikulierenden Flächen läßt sich nicht mehr bestimmen. Welche Lage der Gelenkkopf bei zentraler Okklusion in der Gelenkgrube einnahm, läßt sich ebenfalls nicht rekonstruieren, da es keine Anhaltspunkte zur Auflagestärke des Gelenkknorpels gibt.

Der Processus postglenoidalis (Processus articularis posterior) zeigt sich schwach entwickelt und stellt eher eine Eminentia dar. Er liegt lateral vom knöchernen Gehörgang. Der Schutz des Gehörganges wurde somit nicht durch den Processus, sondern mittels einer Verstärkung der Vorderwand des Meatus infolge Auflagerung zusätzlicher Knochensubstanz erreicht.

Ein Tuberculum articularum im eigentlichen Sinne fehlt. Anstatt der im Übergang zwischen eigentlicher Fossa und Planum praeglenoidale gelegenen walzenförmigen (konvexen) Erhebung, wie sie beim rezenten Menschen im allgemeinen auftritt, findet sich bei PITHECANTHROPUS IV eine konkave Einbuchtung der Artikulationsfläche. Die Vorderwand der Fossa mandibularis und das Planum praeglenoidale bilden beiderseits einen Winkel von 113 Grad miteinander.

Das Planum praeglenoidale ist langgestreckt und bildet gegen die Seitenwand des Schädels hin eine markante Crista infratemporalis. Beide Plana sind gegeneinander unterschiedlich geneigt, wobei das Planum der linken Schädelseite den eigentlichen Verhältnissen am besten entsprechen dürfte. Es ist relativ steil aufwärts gerichtet.

Der Processus entoglenoidalis (Processus medialis, Proc. endoarticularis) ist kräftig und kompakt. Sehr wahrscheinlich wird er vom Os temporale gebildet, während er beim rezenten Menschen zu unterschiedlich großen Anteilen oder auch ganz dem Alisphenoid angehört.

Vom Os sphenoidale sind im wesentlichen die Partien erhalten, die das Planum praeglenoidale bilden und sich (li) unmittelbar daran nach vorn anschließen. Das Foramen spinosum liegt im Processus entoglenoidalis. Die mediale Wand ist allerdings auf beiden Seiten zerstört. Das Foramen ovale liegt auf der rechten, gut erhaltenen Seite inmitten eines nach medial zugespitzten Knochenringes und ist gegenüber dem umliegenden Knochen in Richtung auf die Schädelmitte zu terrassenartig abgesetzt. Der Verlauf des Nervus mandibularis zeichnet sich beiderseits am lateralen Rand des Foramens durch eine rinnenförmige Vertiefung ab. Unmittelbar vor dem

Foramen ovale beginnt auf beiden Seiten der Sinus sphenoidalis, der aber nur auf der linken Seite in seiner ganzen Ausdehnung zusammen mit Resten des Processus pterygoideus erhalten ist. Seine Länge beträgt 27 mm, seine Breite ca. 13 mm, was gleichzeitig einen Hinweis auf die beträchtlichen Dimensionen des Sphenoids und des Processus pterygoideus lateralis in sagittaler Richtung gibt.

Die Kompression des Schädels im vorderen Bereich wird besonders durch den Engstand der beiden Foramina ovalia offenkundig. Die Distanz zwischen den medialen Grenzen der beiden Foramina beträgt nur 39 mm. Auf der rechten Seite ist mit der Kompression eine Verschiebung des Processus entoglenoidalis in die Fossa mandibularis, und gleichzeitig eine Neigung des Planum praeglenoidale nach kaudal verbunden. Die linke Seite dürfte auch von diesem Aspekt den ursprünglichen Verhältnissen im ganzen näherkommen, obwohl auch hier mit einem, wenn auch leichteren Einfluß der Kompression gerechnet werden muß.

3.3. Basis cranii interna (Abb. 5a, b)

Von der Basis cranii interna ist der größte Teil der hinteren Schädelgrube und die lateralen Partien der mittleren Schädelgrube erhalten. Die vordere Begrenzung des Foramen occipitale magnum, Clivus und mediale Anteile der Pyramiden sind rekonstruiert. Darüberhinaus sind kleinere Areale der Fossae cerebellares ausgebessert. Die Fossae cerebrales sind zum größten Teil erhalten. Bei einem Versuch, die Bogengänge des Gehörorgans freizulegen, wurde die Pyramide der linken Seite in ihrem mittleren Teil stark zerstört. Auch die Innenansicht läßt erkennen, daß die Rekonstruk-

tion die medialen Teile der Basis zu schmal wiedergibt und die Pyramidenspitzen in nicht vertretbarem Lageverhältnis zueinander zeigt.

Die Lamina interna ist in weiten Teilen stark zerklüftet, teilweise mit Spaltdurchmessern bis zu 1 mm und mehr. Dies gilt besonders für den hinteren und seitlichen Bereich der Basis. In dieser Ansicht zeigt sich auch die enorme Dicke der Schädelwände mit folgenden Werten an den Bruchstellen:

Crista occipitalis interna	13,5 mm
Torus angularis	13,o mm
Os temporale	6,5 mm.

Der hintere Teil des Schädels ist besonders stark verdickt. Am Torus occipitalis zeigt sich folgende Dicke:

Torus occipitalis	2o mm.

Die Fossae cerebrales sind ungleich stark entwickelt, die der linken Seite ist bei annähernd gleicher Tiefe fast doppelt so groß wie die der rechten Seite.

Die Eminentia cruciata ist als eine mächtige, breitbasige Erhebung ausgebildet. Ihr sagittaler Anteil ist außerordentlich kräftig entwickelt. Die beiden schwächeren transversalen Teile gehen in unterschiedlicher Höhe vom Stamm ab, der linke ist gegenüber dem rechten nach unten versetzt. Die transversalen Arme verlieren auf kurzer Strecke ihre kräftige Gestalt und lassen sich trotz einiger Dislokationen und Störungen der Lamina interna über den größten Teil ihres Verlaufs verfolgen. Der untere Teil der Eminentia cruciata, die Crista occipitalis interna, teilt sich unmittelbar unterhalb der Protuberantia occipitalis interna in zwei Arme, die das Foramen occipitale magnum beiderseits flankieren,

und bildet zwischen den beiden Schenkeln und dem Hinterrand des Foramen occipitale eine kleine Fossa. Ein eigentlicher Sulcus sinus transversi tritt nur auf der rechten Seite schwach hervor und geht nach einer kurzen Oberflächenstörung in den mäßig entwickelten Sulcus sinus sigmoidei über. Der Sulcus sinus sigmoidei der linken Seite läßt sich nur andeutungsweise verfolgen.

Die Fossae cerebellares sind gut entwickelt, nehmen aber im Vergleich zum rezenten Menschen, vor allem was ihre laterale Ausdehnung betrifft, einen weit geringeren Raum ein. So beträgt bei PITHECANTHROPUS IV der Abstand zwischen den beiden äußertsten Punkten des Margo superior 98 mm, bei einem männlichen Vertreter des Homo sapiens wurden 117 mm gemessen, nur um die Relationen andeutungsweise zu zeigen.

Die Petrosa sind extrem robust. Beiderseits fehlt ihr Apex. Der Bruchrand liegt auf beiden Seiten im Bereich des Porus acusticus internus. Weidenreich (1945) beschreibt die Pyramide bei PITHECANTHROPUS IV als relativ niedrig, breit und massiv, im Gegensatz zum rezenten Menschen, wo sie klein, hoch, schmal und zerbrechlich sei. An Einzelheiten sind darüberhinaus folgende zu erwähnen:
Am Margo superior (re) zeichnet sich der Sulcus sinus petrosi superioris ab. Der Porus acusticus internus (re) besitzt eine große ovale Öffnung, die nach medial weist. Die Eminentia arcuata stellt sich lediglich als eine kleine Erhebung dar. Unter ihr, an der Hinterwand der Pyramide, liegt eine flache Fossa subarcuata. Das Foramen jugulare (re) hat eine lange, wellenförmige Öffnung. Die Spina jugularis ist kräftig entwickelt. Unmittelbar hinter dem

Foramen jugulare befindet sich, ein wenig nach oben versetzt, unter einem dachartigen Überhang, der beide deckt, die Apertura externa aquaeductus vestibuli, die einen nach unten geöffneten Schlitz darstellt. Auch die Apertura externa canaliculi cochleae ist sichtbar, welche sich ebenfalls als kleiner Schlitz im Bereich des Foramen jugulare nach unten öffnet und beim rezenten Menschen unterhalb des Porus acusticus internus liegt. Mit der besonderen Massivität der Pyramide ist eine Verrundung ihrer Einzelstrukturen verbunden. Der Sulcus sinus petrosi inferioris (li) ist nur andeutungsweise zu erkennen. Das Foramen mastoideum tritt in der Innenansicht nicht hervor.

Die beschriebenen Einzelstrukturen der Felsenbeinpyramide und auch der darunterliegende Canalis hypoglossi zeigen bis auf die teleskopartigen Verschiebungen in diesem Bereich der Basis keine auffälligen Besonderheiten. Die medialen, zum Teil rekonstruierten Teile der Basis wirken "aufgestockt" sowie weniger flach und weitläufig, als es der Fall sein sollte. Es läßt sich schwer beurteilen, ob von der Kompression des Schädels auch das Maß für die größte Breite des Schädels betroffen wird; eine solche Annahme ist nicht ganz auszuschließen.

Die Fossa cranii media zeigt die Spuren der Verformung noch deutlicher: die Reste des Sphenoids beider Seiten sind gegeneinander gewinkelt, die lateralen Teile des Schädels einander stark genähert.

Die mittlere Schädelgrube ist im Vergleich zur hinteren relativ flach. Die Vorderfläche der Pyramide fällt seicht gegen sie ab. Das Foramen spinosum ist bei PITHECANTHROPUS IV größer, als es der rezente Mensch im Mittel aufweist. Der Verlauf der

Arteria meningea media läßt sich teilweise anhand ihrer Sulci rekonstruieren. Sie teilt sich unmittelbar nach ihrem Eintritt in den Schädel in zwei große Äste, wovon sich der eine nach vorn bis an den Bruchrand des Knochens verfolgen läßt, der andere, zum Teil unter Bildung von Anastomosen, unmittelbar vor der Pyramide nach lateral bis zur Schädelwand zieht.

Das Foramen ovale ist bei PITHECANTHROPUS IV von kreisförmigem Umriß und etwa doppelt so groß wie das Foramen spinosum. Der rezente Mensch dagegen besitzt ein weit größeres Foramen ovale, das, wie schon der Name sagt, in der Regel ein Oval darstellt. In der Lagebeziehung der beiden Foramina zueinander ergeben sich jedoch im Vergleich zum rezenten Menschen keine nennenswerten Unterschiede.

3.4. Symmetrieverhältnisse

Schon bei oberflächlicher Betrachtung zeigen die basalen Teile von PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) eine deutliche Asymmetrie der Strukturen, die in der Innenansicht des Exemplars noch weit deutlicher als in der Außenansicht zutage tritt.

Eine leichte Asymmetrie des Schädels wird gemeinhin für Homo sapiens als normaler Befund gewertet und ein total symmetrischer Schädel kommt wohl so gut wie nie vor. Abweichungen von der Symmetrie finden sich in allen drei Raumdimensionen in unterschiedlichem Maße. Nach Martin-Saller (1957/59) zeigt dabei die Schädelbasis die geringsten Abweichungen, was einleuchtet, weil eine relative Konstanz der Lage für den Durchtritt lebenswichtiger Nerven und Gefäße sehr von Vorteil ist.

Als Ursache der Asymmetrien des Schädels führen Martin-Saller folgende Gründe an:

1. Intrauterine Lage des kindlichen Kopfes;
2. unterschiedliche Entwicklung der beiden Hemisphären;
3. "kompensatorische Bildungen" irgendwelcher kleinerer oder größerer Ursachen, worunter sie u. a. die Asymmetrie der Hinterhauptskondylen und der Wirbelsäule nennen, verschiedene Sehstärke beider Augen, Schiefhaltung des Halses;
4. verschiedene Verwachsungen des Hinterhauptes mit der Wirbelsäule, die besonders starke Gesichtsasymmetrien zur Folge haben können.

Es können hinzugefügt werden: Wachstumshemmungen der Schädelnähte und Beeinflussung des Schädels durch die Kaumuskulatur.

Von diesen angeführten möglichen Ursachen trifft für PITHECANTHROPUS IV die Asymmetrie der Hinterhauptskondylen zu. Es erhebt sich nun die Frage, welcher Stellenwert im Rahmen der beobachteten erheblichen Abweichungen von der Symmetrie diesem auslösenden Faktor zukommen mag.

Um sich ein Bild vom Grad der Asymmetrie bei PITHECANTHROPUS IV machen zu können, wurde der Versuch unternommen, mit Hilfe von möglichen Symmetrieachsen des Phänomen der Asymmetrie zu erfassen. Als mögliche Achsen kommen lediglich verschiedene Transversalachsen und die Mediansagittale infrage. Die Verwendung von Transversalachsen im hinteren Teil des Schädels ist nicht sinnvoll, weil der Processus mastoideus und der Processus paramastoideus einer Seite vollständig rekonstruiert sind und sich darüberhinaus hier nur Strukturen befinden,

die bezüglich ihrer Lage einen zu hohen Grad an Variabilität besitzen, wie die Foramina mastoidea und die mit der Nackenmuskulatur in Zusammenhang stehenden Strukturen.

Aber auch die Verwendung der Mediansagittale als Symmetrieebene zeigt sich als problematisch. Das Fehlen der vorderen und mittleren Teile der Schädelbasis läßt eine Orientierung der Achse im vorderen Teil offen. Im hinteren Teil bietet sich nur die Crista occipitalis externa bzw. interna an, die aber beide auch einen hohen Grad an individueller Variabilität zeigen. Wenn man zudem berücksichtigt, daß mit der starken Kondylenasymmetrie auch eine Umverteilung der Muskulatur und eine Verlagerung des Gehirns einhergehen kann, verlieren auch diese Strukturen als Richtschnur für eine Beschreibung der Asymmetrie zunehmend an Wert.

Eine Symmetrieebene der üblichen Vorstellung kann es aus diesem Grunde bei diesem Schädel nicht geben. Bezüglich der Kondylenasymmetrie kann nur von einer nicht ebenen Fläche unbekannter räumlicher Orientierung gesprochen werden, die sich auf den gegebenen Bewegungsumfang der Kondylen bezieht.

Es wurden schließlich folgende Ebenen ausgesucht, die die bezeichnete Asymmetrie des Schädels am besten beschreiben (Abb. 6a-f):

a) transv. Ebene durch die Mitte der beiden Condyli,
b) sag. Ebene durch die Mitte des Foramen occipitale magnum,
c) transv. Ebene, die den Hinterrand der beiden Poria miteinander verbindet,
d) sag. Ebene durch die Mitte der Crista occipitalis externa,
e) sag. Ebene durch die Mitte der Crista occipitalis interna,
f) sag. Ebene, die die beiden letztgenannten einander gegenüberstellt.

Als Vergleich dazu wird ein nicht weiter gekennzeichneter Schädel des Anatomischen Institutes der Universität Göttingen herangezogen, der eine ähnlich starke Abweichung in der Kondylengröße bei gleicher Seitenverteilung zeigt. Allerdings ist hier der verkleinerte Condylus der linken Schädelseite zusätzlich stärker in transversale Richtung gestellt. Es hat eine Verkleinerung der einen Schädelhälfte zugunsten einer Vergrößerung der anderen stattgefunden, die besonders die hintere und mittlere Schädelgrube betrifft. Auch hier kann von einer eigentlichen "Symmetrieebene" nicht mehr gesprochen werden (Abb. 7).

Zurück zu PITHECANTHROPUS IV. Neben der Beeinflussung durch organische Ursachen spielen für die Verformung des Schädels auch die Lagerungsbedingungen eine erhebliche Rolle. Einflüsse durch die Lagerungsbedingungen zeigen sich in folgenden Aspekten:

1. Verschiebung des Planum praeglenoidale beiderseits in vertikaler Richtung gegeneinander,
2. Kompression der Fossa mandibularis beiderseits mit unterschiedlicher Expressivität,
3. starke Kompression des Meatus acusticus externus (re),
4. starke Kompression der vorderen Teile in transversaler Richtung, die die beiden Petrosa einander stark genähert und die fragilen medialen Anteile der Basis zerstört hat,
5. teleskopartige leichte Verschiebung der Sockel der Occipitalkondylen in vertikaler Richtung gegeneinander.

Die genannten Verformungen gehen in die Schädelmaße ein. So hat die Kompression die Maße des Schädels sowohl in sagittaler als auch transversaler und vertikaler Dimension beeinflußt. Die Abweichungen lassen sich nicht eingrenzen. Einen allgemeinen Eindruck soll die

Distanz zwischen den beiden Foramina ovalia vermitteln, die bei PITHECANTHROPUS IV 39 mm, bei OH 9 ca. 51 mm und bei SINANTHROPUS III < 60 mm beträgt.

Abweichungen durch die asymmetrische Gesamtkonstruktion des Schädels gehen in fast alle Maße ein und sind von der jeweiligen Lage des Meßpunktes stark abhängig. Ein so stark asymmetrischer Schädel, wie ihn PITHECANTHROPUS IV darstellt, läßt sich metrisch kaum mehr sinnvoll mit anderen Exemplaren vergleichen. Der Schwerpunkt dieser Arbeit wurde deshalb auf den morphologisch deskriptiven Teil gelegt. Die Verzerrungen lassen sich hier besser abschätzen. Auf eine Diskussion metrischer Werte wird deshalb nur dann eingegangen, wenn die Zusammenhänge es als sinnvoll erscheinen lassen.

Weidenreich (1943, 1945) hat die starken Verformungen lediglich als Folge der Lagerungsbedingungen interpretiert und für den Vergleich auch nur diese Problematik der Werteverzerrung erkannt.

Eine Röntgenaufnahme der Schädelbasis kann erst zum Druck der Arbeit eingefügt werden.

4. Vergleichend-morphologische Untersuchungen

4.1. Zur Schädeldicke bei Homo erectus

Als eines der Charakteristika des Homo erectus gilt seine auffallende Schädeldicke, besonders wenn diese im Vergleich zu den Australopithecinen und dem rezenten Menschen gesehen wird. Diese besondere Schädeldicke wurde durch den überwiegenden Teil der Funde dieser Spezies belegt. Weidenreich beschreibt den Aufbau der Schädelwand bei SINANTHROPUS folgendermaßen: "... in SINANTHROPUS ... all three constituents of the bone take equal part in the thickening, the two tables slightly more than the diploe ... There is only one remarkable exception of this rule; it concerns the supraorbitals, which, as breakages ... show, consist chiefly of diploe or, more correctly, of loose cancellous tissue" (Weidenreich, 1943, S. 164).

Zur Verdickung der Schädelwand bei Homo erectus kommt hinzu, daß auch am postkranialen Material eine Verdickung zu beobachten ist, z. B. am Femur, dessen Markhöhle im Vergleich zum rezenten Menschen ausgesprochen klein ist.

Für den rezenten Menschen liegen zahlreiche Beobachtungen über die Variabilität der Dicke der Schädelwand vor. Es zeigt sich, daß sie u. a. abhängig von Alter und Geschlecht und der Verteilung der Muskulatur leicht variiert. Zu einer excessiven Verdickung aber kann es beispielsweise im Zusammenhang mit pathologischen Prozessen kommen, doch ist die Zunahme der Wanddicke dann meist auf bestimmte Regionen des Schädels begrenzt. Auch vorzeitige Nahtobliterationen können zu einer meist leichten Verdickung der Schädelwand führen, zudem übt auch der Grad der jeweiligen Pneumatisation einen Einfluß aus. Auch für einzelne

Populationen ist eine allgemeine Tendenz zur Verdickung der Schädelwand beschrieben worden.

Alle bisher genannten und auf den rezenten Menschen zutreffenden Beobachtungen führen jedoch im allgemeinen nicht zu einer vergleichbar generell starken Verdickung, wie sie für den Homo erectus zu beobachten ist, noch kennzeichnen sie die gesamte Species. Sie sind eher als Ausnahmen zu betrachten, sind evtl. pathologischen Charakters und außerdem nicht eng mit dem postkranialen Skelet korreliert.

Allerdings ist auch die Schädelwand des Homo erectus nicht an allen Stellen gleich dick. Weidenreich (1943) hat deshalb in seinen Bemerkungen zur Wanddicke bei SINANTHROPUS hervorgehoben, daß einige der von ihm vorgestellten Werte stark durch die bei Homo erectus vorkommenden Superstrukturen des Schädels beeinflußt sind. Als einen der Meßpunkte, die außerhalb dieses Verstärkungssystems (zu dem die "Crista" sagittalis, der Torus occipitalis und die mit ihm assoziierten Strukturen zählen) liegen sollen, gibt Weidenreich das Tuber parietale an und hebt diesen Meßpunkt aufgrund seiner Unabhängigkeit besonders hervor, weil er aus diesem Grund für inter- und intraspezifische Vergleiche besonders gut geeignet sei: er gibt nach Weidenreich die "eigentliche" Dicke des Schädels am besten wider.

Auf die Problematik der Vergleichbarkeit der Werte und den Einfluß des von Weidenreich beschriebenen Verstärkungssystems bei Homo erectus soll hier nicht weiter eingegangen werden. Vergleichende Angaben zur Schädeldicke, in die PITHECANTHROPUS IV teilweise auch einbezogen ist, finden sich u. a. bei folgenden

Autoren: Weidenreich (1943, 1951), Jacob (1966, 1973), Sartono (1968, 1973) und Tobias (1967).

Bezüglich der Frage nach der Entstehung dieser besonderen Schädeldicke ist es aber interessanter, daß für Weidenreich (1943) die Reduktion der "eigentlichen" Dicke des Schädels, d.h. der allgemeinen grundlegenden Massivität der Knochen, in der Evolutionsrichtung Homo erectus → Homo sapiens in direktem Zusammenhang mit der im gleichen Zeitraum erfolgenden graduellen Expansion des Gehirns steht. Als Vergleich zieht Weidenreich die Zwerghunde heran, bei denen nach Weidenreichs Ansicht im Gegensatz zu den Großformen derselben Species das Verstärkungssystem verschwindet, die Suturen sich nicht schließen und die Schädelknochen bedeutend dünner sind. Der menschliche Schädel folgt, so Weidenreich, den gleichen morphogenetischen Regeln, nur vergrößere sich das Gehirn des Menschen - im Gegensatz zum Zwerghund - als Folge eines generellen Trends, also nicht infolge der veränderten Gehirn/Körper-Relation.

Der Vergleich, mit dem Weidenreich hier arbeitet, ist problematisch, weil ganz unterschiedliche Mechanismen miteinander verglichen werden: ein natürlicher evolutiver Trend mit selektiver Zuchtwahl.

Auch die Erklärung Weidenreichs zur Reduzierung des Gesichtsschädels und Vergrößerung des Gehirnschädels in der Reihe von Homo erectus zum rezenten Menschen erscheint uns heute allzu einfach. Weidenreich sah darin lediglich eine Verschiebung des Knochenbildungsmaterials innerhalb des Schädels.

Für die Differenzen in Struktur und Dicke des Knochens, sowohl was kraniales als auch postkraniales Material betrifft, zwischen

den Pongiden und Homo erectus (für beide Gruppen ist ein mehr oder minder stark ausgebildetes Verstärkungssystem des Schädels charakteristisch) konnte auch Weidenreich keine zufriedenstellende Erklärung finden. Er beschrieb sie deshalb als Ausdruck einer unterschiedlichen, generellen "Konstitution". Dieser konstitutionelle Ansatz zur Erklärung des Phänomens der besonderen Schädeldicke bei Homo erectus auch gegenüber dem rezenten Menschen hat in der nachfolgenden Literatur die meiste Unterstützung gefunden.

Weniger plausibel ist der Erklärungsversuch von Ivenhoe (1979), der die menschliche Knochenmasse als eine direkte Funktion der geomagnetischen Intensität während des Wachstums betrachtet. Ivenhoe's Ansatz geht von klinischen Erfahrungen aus, wo mit der Anwendung niedrig-frequenter magnetischer Felder die Osteogenese von Knochen stimuliert wird. Aus dem Vergleich der Schädeldicke des Menschen während der letzten 360.000 Jahre seiner Entwicklung mit der Stärke des Erdmagnetfeldes in der nördlichen Hemisphäre während dieses Zeitraums kommt Ivenhoe zu dem Schluß, daß eine direkte Korrelation zwischen beiden besteht. Dieser Schluß zeigt jedoch Schwachpunkte, von denen hier einige angesprochen werden sollen.

Nach den bei Ivenhoe wiedergegebenen Variationen der Stärke des Erdmagnetfeldes während des gesamten Pleistozäns wäre für die Vertreter des Homo erectus, die zwischen 360.000 und 1,6 Mio. Jahre alt sind, mit einer durchschnittlich geringeren Schädeldicke als beim Neanderthaler zu rechnen, was jedoch nicht zutrifft. Die von Ivenhoe gegebene graphische Darstellung der Intensität des Erdmagnetfeldes läßt sich mit einigem Sinn nur in die eine,

von ihm diskutierte Richtung, nämlich vom Mittelpleistozän zum Holozän lesen, nicht aber in Richtung Pliozän. Darüberhinaus sollte man erwarten können, daß auch andere hochentwickelte Wirbeltiere eine vergleichbare Reaktion des Knochens zeigten, Dies ist bisher allerdings nicht beobachtet worden. Wenn Ivenhoe nun aber die pleistozänen Megafaunen als Vergleich heranzieht, so ist dies nicht statthaft, insofern, als er damit unterschiedliche "Reaktionen" miteinander vergleicht, und zwar die Verdickung der Schädelwand bzw. des Knochens mit der Zunahme an Körperhöhe. Die Zunahme an Körperhöhe ist aber ein weit komplexeres Geschehen und nicht mit einer "einfachen" Verdickung vergleichbar.

Betrachtet man nun einmal das uns heute zugängliche Bild der menschlichen Evolution, so zeigt sich folgendes:
Nur in der Species Homo erectus findet sich eine generell verdickte Schädelwand. Weder in der Gattung Australopithecus noch bei Homo habilis kommt eine verdickte Schädelwand vergleichbar gehäuft vor. Auch die Pongiden zeigen keine allgemein verdickte Schädelwand. Ein bereits sichtbarer Anstieg der Kranialkapazität findet sich schon beim Vergleich von Homo habilis und Homo erectus. Im Gegensatz zur Auffassung Weidenreich's (1943) geht in diesem Bereich der menschlichen Stammesgeschichte ein Anstieg der Kranialkapazität nicht mit einer Reduzierung der Dicke der Schädelwand einher. Dies trifft lediglich auf den Bereich zwischen Mittelpleistozän und Holozän zu. Für die fossilen Vertreter aus dem genannten frühen Bereich unserer stammesgeschichtlichen Entwicklung - wie auch beim rezenten Menschen - ist neben einer mäßig dicken Schädelwand auch eine mehr oder minder stark abgerundete Schädelform charakteristisch. Oder anders

ausgedrückt: nach heutiger Kenntnis geht die stärker abgerundete Schädelform in der gesamten Stammesgeschichte des Menschen sichtbar mit einer weniger dicken Schädelwand einher. Dagegen zeigt sich die dicke Schädelwand bei Homo erectus mit einem lang ausgezogenen, besonders aber niedrigem und mäßig gewölbten Schädel korreliert.

Nach dem uns heute vorliegenden fossilen Material zu urteilen liegt die Vermutung nahe, daß hinter den beobachteten Zusammenhängen bisher nicht bekannte Gesetzmäßigkeiten stehen. Dies möge ein weiteres Beispiel erhellen: die nach heutiger Kenntnis zu den ältesten Exemplaren des Homo erectus in Afrika zählenden (und wahrscheinlich aus einem Übergangsgereich stammenden) Exemplare KNM-ER 3733 und KNM-ER 3883 besitzen bei einem noch insgesamt stark abgerundeten Schädel gleichzeitig einen weitgehend grazileren Knochenbau als die zeitlich später einzuordnenden Exemplare aus Afrika und Asien.

Im Folgenden soll ein erneuter Versuch zur Klärung des Phänomens der beschriebenen unterschiedlichen Dicke der Schädelwand unternommen werden, der hier zunächst nur angerissen, später im Kapitel über die Nackenmuskulatur ("Torusproblem") näher ausgeführt werden soll.

Die Annäherung des Schädels an die Kugelform hat nicht nur den Vorzug, auf kleinstem Raum möglichst viel Kapazität unterbringen zu können, sondern auch den Vorteil, daß die in einer Kugel wirkenden Kräfte tangential zur Oberfläche weitergeleitet und somit auf das Gesamtsystem großflächig verteilt werden können.

Dies beinhaltet eine erhöhte Bruchsicherheit bei gleichzeitiger Materialersparnis. So ist es wohl nicht zufällig, daß in der menschlichen Stammesgeschichte die abgerundete Schädelform gehäuft vorkommt.

Bei Homo erectus kam es - aus welchen Gründen auch immer - im Vergleich zu Homo habilis zu einer deutlichen Verlängerung des Schädels. Das bevorzugte Wachstum des Schädels in dieser Richtung führte zu einer geringeren Wölbung von Kalotte und Basis in transversaler, besonders aber in sagittaler Richtung, so daß schließlich beide Teile Ausschnitte aus flachen Kugelkalotten darstellten. Die in und auf diese flachen, gegeneinandergekehrten Kugelkalotten wirkenden Kräfte machen eine Ableitung der angreifenden Kräfte aufgrund ihrer Wölbungsverhältnisse besonders im Torusbereich schwierig.

Die im Vergleich zur Kugel in sich weniger stabile Konstruktion der flachen gegeneinandergekehrten Kugelkalotten konnte sich in der Evolution nur deshalb durchsetzen und so lange halten, weil die damit ausgestatteten Individuen durch eine primär genetisch vermittelte generelle Verdickung der Schädelwand und zusätzliche Versteifungen "geschützt" wurden, d.h. durch eine Veranlagung zur Verdickung des Knochens selektiven Vorteil genossen. Dies könnte auch das gleichzeitige Vorkommen von Verstärkungen des postkranialen Skelets erklären und die Annahme eines konstitutionellen Faktors - wie Weidenreich es sah - bestätigen.

Noch ein weiterer Faktor in diesem Zusammenhang könnte eine Rolle gespielt haben, nämlich die mit der Zunahme der Knochendicke bei genereller Beibehaltung des Leichtbaus des Knochens

(Sandwich-Bauweise) verbundene Erweiterung des erythropoetischen Systems. Diese mag in einer Species von Nutzen gegewesen sein, die in ihren sozialen, physischen und kulturellen Eigenschaften und Errungenschaften dahin gelangt war, neue weitere Bereiche des Erdballs zu erschließen. Besonders für die Jagd auf Großwild ist Ausdauer wichtig und setzt eine entsprechende Leistung des Herz-Kreislauf-Systems, der Atmungsorgane und weiterer Organe voraus. So wird nicht zuletzt auch angenommen, daß die Aktivierung der Jagd, besonders auf Großwild, die Ausbildung von Schweißdrüsen und der Verlust der Körperbehaarung in den hier erörterten Zeitraum der menschlichen Entwicklung fallen.

4.2. Die Muskulatur der hinteren äußeren Schädelbasis

4.2.1. Einführung

Mit der Rekonstruktion der Verteilung der Muskulatur der hinteren Schädelbasis bei verschiedenen fossilen Vertretern aus der Stammesgeschichte des Menschen haben sich erst in neuester Zeit einige Autoren eingehender beschäftigt, obwohl bereits in früheren Publikationen, besonders im Zusammenhang mit auffallenden Insertionsverhältnissen einiger Muskeln, auf den einen oder anderen Muskel aufmerksam gemacht worden war. So haben sich besonders Sakka (1972), Demes (1978) und Hublin (1979) um ein Verständnis der mit den Muskeln möglicherweise in Zusammenhang stehenden Strukturen, besonders des Torus occipitalis und der Crista occipitomastoidea, bemüht. Die Diskussion über die Entstehung des Torus occipitalis ist noch nicht abgeschlossen. Da der Torus occipitalis als eine der charakteristischen Strukturen des Homo erectus gilt, soll hier noch einmal ausführlich auf diese "Superstruktur" eingegangen werden. Es wird dabei, von der vergleichenden Betrachtung beim rezenten Menschen ausgehend, versucht, die Verteilung der Nackenmuskulatur bzw. der in diesem Bereich anheftenden Halsmuskeln bei fossilen Exemplaren zu erfassen und Strukturen, die möglicherweise in Zusammenhang mit der Muskulatur entstehen, zu deuten.

4.2.2. Verteilung der Muskulatur der hinteren äußeren Schädelbasis beim rezenten Menschen

In den Abb.8a-f wird die Lage der Ursprungs- bzw. Ansatzstellen der Muskulatur der hinteren Schädelbasis folgender

Autoren wiedergegeben: Braus-Elze (1954), Gray (1977), Hublin (1978), Sakka (1972) und Sobotta-Becher (1972). Diese Auswahl ist willkürlich. Sie richtete sich nach der Verfügbarkeit von vergleichbaren zeichnerischen Darstellungen.

Ein Vergleich der Darstellungen zeigt, daß sich bezüglich der Lage und Ausdehnung der Ursprungs- bzw. Insertionsstellen von M. trapezius, M. sternocleidomastoideus, M. splenius capitis und M. longissimus capitis keine auffallenden Unterschiede bei den einzelnen Autoren ergeben, abgesehen von der Tatsache, daß die drei letztgenannten Muskeln unterschiedlich weit zur Spitze des Processus mastoideus hinunterreichen. Auch in der Größe und Lage der Ursprungsstelle des Venter posterior m. digastrici stimmen die Autoren weitgehend überein.

Die Insertionsstelle des M. rectus capitis lateralis variiert leicht in den Darstellungen. Sie wird als unmittelbar hinter der Fossa jugularis bis seitlich hinter dieser liegend beschrieben. Braus-Elze gibt den Processus paramastoideus als Ort der Insertion an; bei Poirier-Charpy (1931) findet sich die Bezeichnung "Processus paracondyliën". Auch bei anderen Autoren findet sich dieselbe Unklarheit bezüglich der Terminologie. Da der Terminus "Processus paramastoideus" von Weidenreich (1951) bei PITHECANTHROPUS IV für eine kräftige Erhebung, die unmittelbar medial von der Incisura mastoidea und in der Verlaufsrichtung der Sutura occipitomastoidea liegt, vergeben wurde, soll dieser Gebrauch hier beibehalten werden.

Die Insertionsstelle des M. semispinalis capitis variiert dagegen beträchtlich, und zwar sowohl was ihre Form, Ausdehnung und Lage angeht. Braus-Elze zeigt sie deutlich vom Ursprung des

M. trapezius getrennt, während sie sich bei den übrigen direkt an diesen nach vorn zu anschließt. Bei Sobotta-Becher fällt sie in dorso-ventraler Richtung sehr schmal aus. Bei Sakka dagegen ist sie in transversaler Richtung auffallend klein.

Der M. obliquus capitis superior schließt sich übereinstimmend bei den Autoren lateral an den M. rectus capitis posterior maior an und kommt gleichzeitig - ausgenommen in der Darstellung von Sakka - vor das laterale Ende des M. semispinalis capitis zu liegen. Der M. rectus capitis posterior maior zeigt in den Darstellungen eine auffällige Variation in Lage, Form und Größe. Der M. rectus capitis posterior minor hat bei allen Autoren - bis auf Sakka - seine größte Ausdehnung in transversaler Richtung. Bei Sobotta-Becher fällt er sehr schmal aus.

Allgemein vergleichend läßt sich feststellen, daß bei Sakka die Muskeln im medialen Bereich des Planum nuchae auffallend klein und isoliert sind, bei Braus-Elze hingegen groß und eng beieinanderliegen. Es ist anzunehmen, daß den Autoren vorgeschwebt hat, ein Bild "typischer" Ursprungs- und Insertionsverhältnisse beim rezenten Menschen wiederzugeben, da die Abbildungen aus medizinischen Lehrbüchern bzw. Atlanten stammen. Die Abweichungen voneinander dürften sowohl auf unterschiedlichen Beobachtungen als auf subjektiv unterschiedlicher Bewertung des Gesehenen beruhen. Sie lassen sich aber - bis auf eine Ausnahme - mit der normalen Variabilität beim Menschen erklären. Die starke Separierung der Ansatzstellen bei Sakka allerdings dürfte auch Konsequenzen für die Bewegungsmechanik mit sich bringen.

Als Ursprungs- bzw. Ansatzstelle für den M. trapezius, M. semispinalis capitis, M. sternocleidomastoideus findet sich in der neueren Literatur übereinstimmend die Linea nuchae superior, während die Linea nuchae suprema dem Venter occipitalis m. occipitofrontalis zur Anheftung dient.

Auf die Benutzung unterschiedlicher anatomischer Termini durch die verschiedenen Autoren soll hier nicht näher eingegangen werden. Allerdings sei schon jetzt erwähnt, daß in der anatomischen Literatur der Terminus "Protuberantia occipitalis externa" falsch angewandt wird, insofern, als man ihn mit dem "Tuberculum linearum" verwechselt. Siehe dazu ausführlich Hublin (1978).

4.2.3. Eigene Beobachtungen

Eigene Beobachtungen an menschlichen Leichen im Zentrum der Morphologie (Senckenbergische Anatomie) der Universität Frankfurt bestätigten die in den gegebenen Darstellungen vermittelte Variabilität, die individuell und in Abhängigkeit von Geschlecht und Alter schwankt. Sie betrifft einzelne Muskeln sowie auch ganze Muskelgruppen.

Die Muskeln im medialen Bereich des Planum nuchae zeigten sich weit weniger separiert, als sie Sakka dargestellt hat. In den von den Kondylen abgewandten Randbezirken sind sie häufig sehnig verstärkt, denn sie werden hier am höchsten beansprucht, sozusagen auf die "Zerreißprobe" gestellt. In diesem Teil wird ihre Verankerung im Knochen oft gleichzeitig durch Apophysenbildung sichtbar. So zeigte sich zum Beispiel bei einer älteren Frau mit außerordentlich fleischigem M. semispinalis capitis eine Beteiligung dieses Muskels auch an der Ausbildung eines enorm entwickelten Tuberculum linearum.

Die Untersuchung des Ursprungs des Venter posterior m. digastrici ergab, daß die Ursprungsfläche dieses Muskels sich nicht auf die in den anatomischen Lehrbüchern und Atlanten angeführte mediale Fläche des Processus mastoideus und die sich medial daran anschließende Incisura mastoidea beschränken läßt. Der Muskel nahm in der überwiegenden Zahl der beobachteten Fälle seinen Ursprung an einer kräftigen von vorn medial nach hinten lateral ziehenden Apophyse, die sich entweder direkt an den Processus mastoideus anschloß, oder sich medial von der Incisura mastoidea an die Sutura occipitomastoidea anlehnte. War keine spezielle Apophyse ausgebildet, so lag die Ursprungsfläche in der Incisura mastoidea, seltener auch am medialen Abhang des Processus mastoideus oder aber in der Incisura und am medialen Abhang des Processus mastoideus gleichzeitig. In einem Fall mit besonders stark entwickelter sehniger Umscheidung im posterioren Teil des Muskels heftete dessen fleischiger Kern an einer langgestreckten, kräftigen Apophyse in deutlichem Abstand vom Processus mastoideus an. Seine Sehnenfasern strahlten weit hinter der Apophyse in den Knochen ein.

In einem anderen Fall zeigte sich die Ansatzfläche des M. rectus capitis posterior maior einer Schädelseite so weit nach lateral ausgedehnt, daß der Muskel das Feld des M. obliquus capitis superior besetzte. Der M. obliquus dieser Seite war nicht entwickelt worden.

Die am lateralen Rand des Planum nuchae und am Processus mastoideus anheftende Muskulatur steht in besonders engem Kontakt miteinander. Sie läßt sich auch präparativ schlecht trennen und ist auch später am mazerierten Schädel kaum den einzelnen Muskeln zuzuordnen. Der M. sternocleidomastoideus kann am Processus mastoideus bis an seine untere Spitze anheften. Seine

vorderen Fasern reichen nahe an den Hinterrand der äußeren Ohröffnung, bzw. sie strahlen dahin ein. Die hintere Grenze des Muskels am Planum nuchae variierte stark und entsprach im allgemeinen dem in den Abbildungen wiedergegebenen Modus. Der M. sternocleidomastoideus, M. splenius capitis und M. longissimus capitis setzten unmittelbar untereinander bzw. nebeneinander an. Zwischen den beiden Strängen des M. trapezius gewann das Ligamentum nuchae zum Tuberculum linearum Kontakt bzw. strahlte auch in umliegendes Gewebe aus. Der M. semispinalis capitis lag unmittelbar unterhalb der Ursprungsstelle des M. trapezius.

Bei Durchsicht von ca. 3oo Schädeln der Blumenbachsammlung im Anatomischen Institut der Universität Göttingen ergab sich ein tieferer Einblick in die mögliche Vielfalt der Anheftungsstellen der Nackenmuskulatur. Nicht alle Muskeln zeichnen sich am Schädel in gleicher Weise gut ab. Die lateral gelegene Muskulatur der hinteren Schädelbasis läßt sich nur in den seltensten Fällen in einzelne Muskelansätze trennen. Deshalb soll hier auch nicht weiter darauf eingegangen werden. Bei der medial am Planum nuchae gelegenen Muskulatur lassen sich alle Muskeln nur wirklich gut bei muskelstarken Individuen eingrenzen.

Die Größe des Gesamtmuskelfeldes am Planum nuchae kann erheblich schwanken. Ein großes Muskelfeld ist nicht zwangsläufig an einen großen Schädel gebunden bzw. umgekehrt. So wurden mehrere Schädel beobachtet, die trotz überdurchschnittlicher Größe, besonders Länge, ein außergewöhnlich kleines Muskelfeld besaßen.

Auch die Größe der von den einzelnen Muskeln eingenommenen Felder kann erheblich variieren. So fanden sich einige Individuen mit extrem großflächigen Ansatzstellen für den M. rectus capitis posterior maior et minor bei gleichzeitiger starker Verschmälerung des Ansatzfeldes für den M. semispinalis capitis und umgekehrt.

Variationen fanden sich auch in der Richtung, daß der M. rectus capitis posterior minor sozusagen "auf Kosten" des M. rectus capitis posterior maior und M. semispinalis capitis einen relativ großen Raum für sich in Anspruch nahm oder dessen Insertionsfeld in anderen Fällen auffällig klein war und vom M. rectus capitis posterior maior von lateral und hinten "umgriffen" wurde.

Zu ähnlichen Lageverschiebungen, wie zwischen den vorgenannten Muskeln, kann es auch zwischen dem M. rectus capitis posterior maior und dem M. obliquus capitis superior kommen. Ein besonders breiter Ansatz des M. obliquus kann einen Teil des M. rectus capitis posterior maior "verdrängen", konträr dazu gibt es auch Fälle, in denen sich Grenzen zwischen diesen beiden Muskeln - trotz ausgeprägter Abgrenzung der sonstigen Muskelfelder gegeneinander - nicht finden.

Das Feld zwischen dem Processus mastoideus und der Sutura occipitomastoidea zeigte eine überraschend variable Gestaltung. Knochenleisten fanden sich in ganz unterschiedlichem Abstand vom Processus mastoideus; teilweise lehnten sie sich eng an den Processus mastoideus an, teilweise verliefen sie in unmittelbarer Nähe der genannten Sutur. Bei größerem Abstand vom Mastoidfortsatz entsteht eine mehr oder minder klare Incisura mastoidea. Ist das Feld zwischen dem Processus mastoideus und der Sutura

occipitomastoidea klein, kann die beschriebene Knochenleiste an die Insertion des M.obliquus capitis superior heranreichen. Die Beobachtungen legen die Vermutung nahe, daß die Leiste Apophysencharakter besitzt und dem Venter posterior m. digastrici als Ursprung diente.

Liegt keine ausgeprägte Leistenbildung vor, ist der Ursprung in Vertiefungen und Rauhigkeiten zu suchen, die medial vom Processus mastoideus liegen. Die mediale Wand des Processus als Kern der Anheftung kommt wohl nur in selteneren Fällen in Frage.

Die beim rezenten Menschen beobachtete Variabilität findet sich auch an fossilem Material und hat in der diesbezüglichen Literatur zu terminologischen Unstimmigkeiten geführt. Die Zahl der Termini, die für die Knochenleisten unter Berücksichtigung ihrer jeweiligen Lage zur Sutura occipitomastoidea vergeben wurde, wird aber den funktionellen Gegebenheiten nicht gerecht.

Die medialen Nackenmuskeln zeigen sich auch in ihren extremen Varianten nicht so separiert, wie sie von Sakka dargestellt wurden. Die beschriebenen Lageverschiebungen deuten auf Kompensationsmöglichkeiten der Muskeln untereinander bezüglich ihrer Funktion hin, was bereits erwähnt wurde. Ein engeres Beieinanderliegen der einzelnen Muskeln dürfte dabei von Vorteil sein.

Zu der im lateralen Teil des Planum nuchae anheftenden Muskulatur sei kurz folgendes erwähnt: Die sich bei kräftigen Individuen im medialen Teil über der Linea nuchae superior nach hinten vorwölbende Knochenmasse dürfte mit dem Zug von M. trapezius, M. semispinalis capitis und dem Ligamentum nuchae in Zusammenhang stehen,

so wie auch die Entwicklung des Processus mastoideus durch die an ihm anheftende Muskulatur, zumindest teilweise, beeinflußt wird.

Bei den Papu und einigen verwandten Gruppen fand sich eine Besonderheit, auf die Waldeyer (19o9) ausführlich hingewiesen und sie mit dem Terminus "Processus retromastoideus" belegt hat. Auf diese Struktur wird später noch ausführlicher eingegangen werden. Im hinteren Teil des M. obliquus capitis superior ist der Knochen im Bereich der Linea nuchae superior auf- bzw. vorgetrieben (Abb. 9a, b). Wie Waldeyer andeutet, aber auch gleichzeitig in Frage stellt, soll dieser Processus retromastoideus durch den M. obliquus capitis superior hervorgerufen werden. Nach eigenen Beobachtungen ist er aber weit eher in Zusammenhang mit dem M. splenius capitis, dem M. sternocleidomastoideus oder dem M. trapezius bzw. dem Zusammenwirken verschiedener Muskeln zu verstehen.

4.2.4. Zusammenfassung

Trotz einer beträchtlichen Variabilität innerhalb des rezenten Menschen kann insgesamt doch von einem recht einheitlichen Verteilungsmuster der Muskulatur der hinteren äußeren Schädelbasis ausgegangen werden, bei dem die Muskeln sich kegelartig um das Bewegungszentrum herum anordnen und die Tendenz besteht, diesen Kegel (hier wird nur der hintere Teil betrachtet) geschlossen zu halten, um gut kontrollierte, kontinuierliche, fließende Bewegungen zu garantieren. Die beobachtete Variabilität dürfte recht unterschiedliche Gründe haben, von denen hier nur einige angeführt werden sollen: unterschiedliches Geschlecht und Alter, individuelle Konstitution, unterschiedliche Beanspruchung der Muskulatur, Körperhaltung, unterschiedliche Größe des

Schädels und Größe, Form und Neigung des Planum nuchae, individueller Muskeltonus, Bau der Hinterhauptskondylen.

Das Verteilungssystem besitzt, trotzdem die relative Lage der Ursprungs- bzw. Ansatzstellen zueinander gewahrt bleibt, ein hohes Maß an Plastizität, was sich u. a. an den Kompensationsmöglichkeiten und an der Anpassung an pathologische Verhältnisse zeigt. Ein grober Vergleich der Verteilungsmuster der Muskulatur der hinteren äußeren Schädelbasis der Pongiden mit ausgewählten Exemplaren aus der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Menschen soll nun einen kurzen Einblick in Umbildungen und vorhandene Distanzen geben.

4.3. Die mediale Nackenmuskulatur im Vergleich

4.3.1. Vergleich der Insertionsstellen bei Homo sapiens und den Pongiden

Grundsätzlich finden sich bei den Pongiden und dem rezenten Menschen in der Nackenregion die gleichen Muskeln. Wie Sakka (1972) zeigt, gibt es innerhalb der einzelnen Species der Pongiden aber eine beträchtliche Abweichung in Größe, Form und Anordnung der Anheftungsstellen zueinander, wie es die Abb.1oa-c zeigen. Das Insertionsmuster des rezenten Menschen weicht deutlich von dem der Pongiden ab, die trotz beträchtlicher Variation untereinander sich doch enger einander anschließen. Deutlich zeigt sich die Abweichung des rezenten Menschen auch dahingehend, was die von den Muskeln eingenommene Fläche auf dem Planum nuchae angeht. Die starke Reduktion der Nackenmuskulatur des rezenten Menschen läßt sich hier gut demonstrieren.

4.3.2. Mediale Nackenmuskulatur bei Homo erectus

Wie aus den Abbildungen 11a-f gut ersichtlich, zeigt sich bei den Exemplaren des Homo erectus eine im Prinzip gleiche Anordnung der Insertionsfelder auf dem Planum nuchae wie beim rezenten Menschen. Wie zu vermuten, findet sich auch hier eine beträchtliche Variabilität in Größe und Form sowie eine unterschiedliche Ausbildung der den einzelnen Muskeln zuzuordnenden Apophysen. Auf die besonderen Insertionsverhältnisse des M. semispinalis capitis, die in engem Zusammenhang mit der Schädelgröße, der Lage der Kondylen und der jeweiligen Haltung stehen, sowie auf die ausgeprägte Apophysenbildung durch den M. obliquus capitis superior und den Venter posterior m. digastrici wird noch ausführlicher eingegangen werden.

Vor der weiteren Diskussion dieses Punktes muß allerdings eingestanden werden, daß die Insertionsfelder nicht immer leicht und genau festzulegen sind, wovon besonders die des M. rectus capitis posterior maior, M. rectus capitis lateralis und M. obliquus capitis superior betroffen sind. Aus diesem Grund sind die Umrisse der Muskeln teilweise nur sehr grob gestrichelt wiedergegeben worden. Für den groben Eindruck, der hier vermittelt werden soll, mag dies aber ausreichen.

Bei PITHECANTHROPUS IV muß auch an dieser Stelle auf die Asymmetrie der Insertionen, besonders aber auf die stärker nach medial orientierte Obliquusinsertion und die unsymmetrische Insertion des M. semispinalis capitis als Folge der mit der Kondylenhypoplasie einhergehenden Asymmetrie hingewiesen werden.

4.3.3. Mediale Nackenmuskulatur bei fossilen Exemplaren des Homo sapiens

Das Insertionsmuster bei den fossilen Exemplaren des Homo sapiens läßt im Vergleich zu Homo erectus und zum rezenten Menschen keine auffallenden Besonderheiten erkennen. Es zeigt sich im Gegenteil in der Linie von Homo erectus zum rezenten Menschen eine deutliche Konstanz der Insertionsfelder in ihrer Lage zueinander. Auf ihre unterschiedliche Größenentwicklung im Verlauf der Evolution soll hier nicht eingegangen werden.

4.3.4. Mediale Nackenmuskulatur in der Gattung Australopithecus und bei Homo habilis

In der Gattung Australopithecus zeigt sich eine ähnliche Anordnung der Nackenmuskulatur auf dem Planum nuchae, wie für die Gattung Homo oben beschrieben. Es finden sich jedoch einige markante Unterschiede und Besonderheiten. Leider war es nur möglich, wenige Exemplare anhand von Abgüssen zu studieren. Die beträchtliche Vielfalt, die sich in der Gattung Australopithecus zeigt, kann deshalb auch nur in einem kleinen Ausschnitt wiedergegeben werden (Abb. 12a-e).

Das Exemplar von Omo L 338y:6, das von White, Johanson & Kimbel (1982) und anderen Autoren zu Australopithecus boisei gestellt wird, zeigt eine auffallende Übereinstimmung in seinen Insertionsverhältnissen mit dem hier nicht abgebildeten Exemplar von Makapansgat MLD 1. Die Insertionsflächen der Recti minores sind im Vergleich zum Gesamtplanum relativ groß und stoßen weit in das Insertionsfeld des M. semispinalis capitis hinein vor. Sie besetzen 2/3 der Strecke Opisthion - Inion. Das Insertionsfeld des M. obliquus capitis superior schließt sich lateral unmittelbar an die Insertion

des M. semispinalis capitis nach vorn an. Beide Exemplare sind durch ein außerordentlich dichtes Insertionsmuster charakterisiert. Trotz geographischer Differenzen zwischen beiden Exemplaren (und unterschiedlicher taxonomischer Zuordnung) besteht diese auffallende Ähnlichkeit.

Demgegenüber zeigt das Exemplar KNM-ER 1805 und auch die beiden Exemplare KNM-ER 1813 und OH 24, die hier als Vertreter des Homo habilis angesehen werden sollen, wohl im Zusammenhang mit der Vergrößerung des Planum nuchae ein Auseinanderweichen der Insertionsfelder, wobei aber der M. semispinalis capitis und der M. rectus capitis posterior minor weiterhin in Kontakt bleiben. Die sagittale Ausdehnung des M. rectus capitis posterior minor ist im Vergleich zum M. semispinalis capitis reduziert. Die Ausdehnung des M. rectus capitis posterior minor bei OH 24 läßt sich nicht eindeutig bestimmen.

Mit der Entwicklung der enormen Breite des Schädels bei KNM-ER 1805 steht wohl gleichzeitig die Verschiebung der Ansatzstelle des M. obliquus capitis superior nach lateral und eine Vergrößerung des Ansatzfeldes des M. semispinalis capitis in Verbindung.

Einen vom bisherigen Bild klar abweichenden Insertionsmodus zeigt dagegen der "robuste" Australopithecine OH 5 (A. boisei): Die Recti minores sind vom M. semispinalis capitis getrennt. Das Ansatzfeld des M. semispinalis capitis ist im Vergleich zur Größe des Gesamtschädels - besonders zur enormen Breite des Schädels - ausgesprochen klein. Die Insertionsfelder des M. obliquus capitis superior sind ebenfalls klein und liegen weit hinten und lateral. Die einzelnen Insertionsfelder sind klar

separiert und im Vergleich zur Größe des Hinterhaupts kleinflächig. Die Mastoidregion ist demgegenüber außerordentlich mächtig entwickelt und die laterale Muskulatur hat im hinteren Teil des Planum nuchae mächtige Apophysen nach kaudal ausgezogen.

Diese besondere Verteilung der Muskulatur bei OH 5 läßt sich folgendermaßen erklären: Zur Befestigung des mächtigen Schädels ist das Planum nuchae zu klein, um dem M. semispinalis capitis genügend Raum zu bieten. Er bleibt außerordentlich klein. Dafür werden der M. trapezius und der M. splenius capitis übermächtig entwickelt, die beide die Funktionen des M. semispinalis mit übernehmen müssen.

Der 'robuste' Australopithecus KNM-ER 406 zeigt ein vom zuvor besprochenen klar abweichendes Insertionsmuster hinsichtlich eines weitflächig ansetzenden M. semispinalis capitis. So entsteht die Frage, ob OH 5 als Individuum oder mit der gesamten Population, zu der es zu zählen ist, einen separaten Weg der Entwicklung in dieser Hinsicht eingeschlagen hat. Diese Frage wäre an weiterem Material noch zu klären.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Gattungen Australopithecus und Homo sich in ihrem Verteilungsmuster der Muskulatur der hinteren äußeren Schädelbasis klar von den Pongiden unterscheiden. Während in der Gattung Homo, besonders in der Reihe von Homo erectus zum rezenten Menschen, die Lage der einzelnen Muskeln zueinander relativ konstant ist, zeichnet sich die Gattung Australopithecus durch eine größere Variabilität der relativen Größe der einzelnen Muskeln als auch ihrer Lage zueinander aus, die sich zum Teil als Ausdruck für eine zeit-

lich größere Distanz in der evolutiven Entwicklung als auch als evolutive Veränderung in unterschiedlicher Richtung und als Variation innerhalb einer Gruppe in Abhängigkeit von Geschlecht, Alter etc. erklären läßt. Es wäre interessant und wünschenswert, dieser Fragestellung an umfangreicherem Material weiter nachzugehen.

4.4. Der Torus occipitalis transversus und die mit ihm in Verbindung stehenden Strukturen ("Das Torusproblem")

4.4.1. Einführung

Die Bezeichnung "Torus occipitalis transversus" wurde durch Ecker (1878) für einen zwischen der Linea nuchae superior und der Linea nuchae suprema quer über das Oc occipitale verlaufenden Knochenwulst beim rezenten Menschen vergeben. Für den fossilen Bereich der Stammesgeschichte des Menschen wurde diese Struktur zuerst am Schädel des Neanderthalers beschrieben (Schaafhausen, 1858). Weidenreich (194ob) hat dieser Superstruktur in seiner Arbeit "The Torus occipitalis and related structures and their transformation in the course of human evolution" seine besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Er beschränkt seine Betrachtungen nicht allein auf den Torus occipitalis transversus im engeren Sinn, sondern dehnt sie, wegen der Fortsetzung der Superstruktur bei SINANTHROPUS nach lateral, auf den Angulus mastoideus ossis parietalis (Torus angularis) und auf die laterale postotische Region des Os temporale (Crista mastoidea, Crista supramastoidea) aus.

Diese und andere Arbeiten Weidenreichs (1943, 1951) sind in Bezug auf den Torus occipitalis für die menschliche Stammesge-

geschichtsforschung von zentraler Bedeutung geblieben. Mit der größeren Fülle an fossilem Material haben sich in der Zwischenzeit unsere Kenntnisse erweitert, und es wurden andere Deutungsansätze für die Entstehung dieser quer über das Hinterhaupt verlaufenden Struktur und ihrer Umformung während der stammesgeschichtlichen Entwicklung gesucht. In jüngster Zeit haben sich besonders ausführlich Sakka (1972), Demes (1977) und Hublin (1978) mit dieser Thematik beschäftigt. Sakka und Demes haben sich darüberhinaus auch eingehender mit der Abgrenzung zwischen Torus und Crista occipitalis befaßt, worauf hier, weil es zu weit führen würde, nicht eingegangen werden soll. Die Arbeiten von Demes, Hublin und auch von Heim (1982) werden neben der erstgenannten Arbeit Weidenreichs (1940b) hier in Kurzfassung dargestellt, weil ihre Argumentation den gesamten stammesgeschichtlichen Rahmen bzw. die ontogenetischen Entwicklungsverhältnisse berücksichtigen. Dabei kann jedoch hier nur auf die Aspekte eingegangen werden, die in die Thematik dieser Arbeit fallen, die also mit der fossilen Species Homo erectus in direktem Zusammenhang stehen oder für das Verständnis dieser Gruppe von Bedeutung sind.

4.4.2. Argumentation von Weidenreich (1940b)

Auf eine nochmalige detaillierte Beschreibung des Torus und der mit ihm in Verbindung stehenden Strukturen bei Homo erectus soll hier verzichtet werden, da die bis heute bekannten und ausreichend detailliert publizierten Exemplare durch die genannten Autoren, besonders durch Weidenreich (1940b, 1943, 1951) und Hublin (1978) bereits ausführlich und exzellent vorgestellt worden sind. Es soll deshalb hier lediglich versucht werden, die

besonders wichtig erscheinenden Einzelheiten herauszuarbeiten und nochmals vergleichend zu interpretieren. Die Einführung in die Torusmorphologie soll Weidenreich überlassen werden (Abb. 13).

Weidenreich beschreibt den Torus bei SINANTHROPUS als "... a broad, bandlike bony structure, superposed on the occiput and following its greatest horizontal circumference between the lambdoid sutures (...). It marks the general line of deflection, determining the nuchal plane as part of the cranial base and the occipital plane as part of the vault. The structure is highest in the middle and declines gradually toward each side. It is sharply demarcated from the occipital plane by a straight furrow (sulcus supratoralis) but less clearly outlined toward the nuchal plane, the arched superior nuchal line which ostensibly represents its border being in fact the rim delimiting the muscular impression on the nuchal plane" (Weidenreich, 1940b, S. 528).

Bevor die Linea nuchae superior nach vorn zu die Sutura lambdoidea erreicht, wendet sie sich, so Weidenreich, mit einem Teil des Torus als Crista occipitomastoidea in Richtung der gleichnamigen Sutur.

Weidenreich fährt fort: "In the primitve stage the torus occipitalis shows a distinct tendancy to continue beyond the lambdoid suture across the mastoid angle of the parietal bone into the mastoid portion of the temporal bone. The section of this lateral prolongation of the torus occupying the mastoid angle is characterized by a pronounced elevation (torus angularis) which declines toward the mastoid crest. The mastoid appears as a widened and elevated basis of the crest the apex of which projects more or less above

the level of the cranial base".

"The supramastoid crest, which is the posterior continuation of the zygomatic process, and the mastoid crest participate in the formation of a joint elevation, both, however, retaining their individuality. Although the supramastoid crest ends abruptly at the squamosal suture, it can occasionally be traced up to the inferior temporal line. The superior temporal line appears in some cases as a special differentiation connected with the angular torus" (Weidenreich, 1940b, S. 528-529).

"The general character of the occipital torus is fundamentally the same in all SINANTHROPUS' skulls. It is a restricted thickening of the occipital bone following the horizontal contour between the lambdoid sutures and coinciding with the occipital flexional angle which marks the boundary between the cranial base and the vault, its individual appearence depending mainly upon the degree to which muscles are developed. This is true in particular for the shaping of the upper area of the nuchal plane and its demarcation from the torus. If the muscular area is depressed, the demarcating line (Linea nuchae superior) is distinct and appears in the form of a sharp rim; if the area is even or bulging, the line is absent. The same conditions determine the degree of development of the medial nuchal line including the median differentiation of the torus and that of the inferior nuchal line. The distinctness of the demarcation of the torus against the occipital plane proper, however, seems to depend exclusively upon the bulkiness of the torus. The heavier and more salient the torus, the deeper and more accentuated is the sulcus supratoralis. There is not the slightest indication that the sulcus has anything to do with the attachment of muscles" (Weidenreich, 1940b, S. 491-492).

Nach Weidenreich ist der generelle Charakter auch fundamental derselbe bei allen Schädeln von PITHECANTHROPUS, wenn der formende Einfluß der Muskelkraft auf den Torus, der das individuelle Torusmuster bestimme, berücksichtigt werde, der so den basierenden Charakter beim weiblichen Geschlecht weniger stark hervortreten lasse als beim männlichen.

Die Entstehung des Torus ist nach Weidenreich aber nicht allein abhängig von der Stärke der Muskulatur, die nur formgebenden Einfluß habe. Für den wahren Charakter des Torus sei ein "intrinsic element" verantwortlich, das ein Verstärkungssystem zwischen Basis und Wölbung des Schädels hervorrufe. Dieses Verstärkungssystem setze sich nach vorn zu über den Jochbogen in den Torus supraorbitalis fort.

Als Gründe für die Transformation des Torus im Verlaufe der menschlichen Evolution führt Weidenreich die "Abrollung des Schädels", d.h. die Verrundung des Schädels an, und zwar mit zahlreichen sekundären Veränderungen, die sie weiter mit sich bringt.

4.4.3. Argumentation von Demes (1977)

Demes betrachtet den Torus occipitalis und die mit ihm in Verbindung stehenden Strukturen - im Gegensatz zu Weidenreich - als primär von funktionellen Anforderungen bestimmt. Sie bezieht sich in ihrer Argumentation auf die Arbeiten von Roux (1895) und Pauwels (1960) zur Theorie des funktionellen Knochenbaus.

Ihrer Ansicht nach ist der Torus occipitalis eine Leiste, die bei frühen Hominiden durch die Masse der Nackenmuskulatur not-

wendig wurde und diene

a) der Vergrößerung der Ansatzfläche der Muskeln,
b) der Kompensation von Zugspannungen bei stark abgeknickter Hinterhauptskontur und gleichzeitig ungünstigem Moment der Kraftübertragung. Der Torus leiste der Zugspannung der Nackenmuskulatur Widerstand und verteile die Spannung gleichmäßig auf das Schädeldach;
c) Außerdem diene er der Vergrößerung des Hebelarms der Nackenmuskulatur in ihrem Einfluß auf das Kopfgelenk.

Als die Torusbildung verursachende und variierende Faktoren nennt Demes:

1. Faktoren, die die Muskelstärke beeinflussen: wie Kopfhaltung, Lage des Kopfgelenkes, Grad der Prognathie, Schädelform (L-B-I), über die Beeinflussung der Gleichgewichtsbedingungen im Kopfgelenk,
2. Körpergröße,
3. Krümmung der Squama occipitalis,
4. Einfluß des M. temporalis auf die lateralen Torusdifferenzierungen,
5. Dicke des Schädelknochens,
6. Orientierung des Planum nuchae,
7. Alter und Geschlecht in ihrem Einfluß auf die individuelle Muskelstärke.

Außerdem sei er als eine Verstärkung zu verstehen, da der Torus bei fossilen Hominiden mit den Fossae cerebrales korrespondiere.

Bezüglich der von Weidenreich beschriebenen "lateralen Gabelung" des Torus occipitalis vertritt Demes die Ansicht von Sakka (1972), daß der untere Torusast der Linea m. obliquus capitis superior

entspricht, die bis an den Unterrand des Torus heranreichen könne, aber keineswegs die laterale Begrenzung des Nackenmuskelfeldes darstelle. Nach vorn zu setze sich diese Linea in die Crista occipitomastoidea fort.

"Betrachtet man die beschriebene Torusmorphologie der fossilen Hominiden vor dem Hintergrund der obigen Informationen über Nackenmuskelansätze, so ergaben sich einige Hinweise darauf, daß der Torus occipitalis zumindest zum Teil durch Zugwirkung der Nackenmuskeln hervorgerufen wird. Beim Neanderthaler wurde das laterale Verstreichen des Torus und das Heranreichen der Linea m. obliquus capitis sup. an den lateralen Endpunkt beschrieben. Da die Linea m. obliquus capitis sup. nur lateral des in seinem Ansatz breiten M. semispinalis capitis soweit nach oben reichen kann, heißt das, daß das laterale Ende des Torus mit der lateralsten Ausdehnung des M. semispinalis capitis zusammenfällt. Dieser, ein starker Extensor im Kopfgelenk, dürfte also an der Torusbildung im medialen Bereich der Occipitalschuppe ursächlich beteiligt sein. Hieraus kann auch geschlossen werden, daß die Zugwirkung des M. semispinalis capitis beim Neanderthaler nicht so stark war, aber evtl. bei den frühen Hominiden mit lateralwärts weiterreichenden Tori noch größere Bedeutung hatte.

Auch die Morphologie der Linea m. obliquus capitis sup. gibt einen Hinweis auf die Natur des Torus occipitalis. Durch ihre Lage als Muskelmarke gekennzeichnet, kann ihr Erscheinungsbild bei fossilen Hominiden mit dem des Torus occipitalis übereinstimmen" (Demes, 1977, S. 65-66).

Neben der Interpretation des Torus occipitalis als ein primär von funktionellen Anforderungen bestimmtes Merkmal möchte Demes die Möglichkeit einer genetischen Teildetermination nicht ganz ausschließen, und sie bezieht sich dabei auf die Torusanlagen bei Feten und Neugeborenen, worauf auch hier noch eingegangen werden soll. Als eine überwiegend funktionsbestimmte Struktur spricht sie dem Torus jedoch keinen phylogenetischen Aussagewert zu.

4.4.4. Argumentation von Hublin (1978)

Hublin verwirft die beiden verbreitetsten Hypothesen,

1. der Torus sei ein Resultat der Nackenmuskulatur und diene der Vermehrung der Muskelinsertionen,
2. er stelle einen Teil des Verstärkungssystems des Schädels dar.

Gegen erstgenanntes Argument führt Hublin an, daß das Planum nuchae nicht in allen Fällen einen Raumzuwachs durch den Torus erhalte; außerdem sei der Torus-Arm, der beim Neanderthaler über der "fosse sus-iniaque" liege, vom Planum nuchae separiert. Es bestehe keine Korrelation zwischen der Wichtigkeit des Torus und der Ausdehnung des Planum nuchae: wenn der"Torus" durch einen medianen Einschnitt unterbrochen werde, bleibe diese Disposition unabhängig von den Nackenmuskeln.

Gegen die von Weidenreich verbreitete Hypothese, die den Torus als Teil des Verstärkungssystems des Schädels sieht, spricht nach Hublin die Diskontinuität dieses Verstärkungssystems (zwischen Torus occipitalis und Torus supraorbitalis) und weiterhin die Tatsache, daß es sich bei beiden Strukturen um zwei ganz unterschiedliche Gebilde handele.

Hublin gibt folgende Deutung: " ... le torus occipital me paraît être un relief osseux, modelé par les insertions musculaires adjacentes mais résultant d'une cause physiologique profonde qui affecte le squelette. C'est l'expression, dans une region privilégée, d'une tendance à l'hyperossification. C'est un epaississement, probablement allométrique (.), de la table externe (...) dans une zone d'adhérende aponévrotique séparant deux insertions musculaires. Peut-être son développement est-il favorisé par l'antagonisme de ces deux insertions (encore que les musqules occipitaux (m. occipitofrontalis, venter occipitalis N.A.) soient très faibles comparés aux muscles nuchaux) ou par des conditions mécanique particuliéres à la limite voûte/base du crâne. Mais son importance exagerée chez certains individus ou dans certaines populations me semble liée à d'autres raisons. Peut-être un dèterminisme hormonal doit-il être invoqué (Hublin, 1978, S. 166).

D.h. durch die Annahme eines "inneren" (physiologisch-hormonellen) Faktors erlaubt es sich Hublin, weitreichende phylogenetische Schlußfolgerungen aus seinen vergleichend morphologischen Betrachtungen zu ziehen:

Er sieht im Torus occipitalis ein apomorphes Charakteristikum, das den Australopithecinen fehle und eine Neuerwerbung des Genus Homo sei. Im Genus Homo zeige der Torus eine Reihe von generellen Tendenzen, von denen eine die Tendenz zur Reduktion darstelle. Besonders auf diese Tendenz stützt Hublin seine Einteilung in zwei Gruppen, wobei er der afrikanisch/europäischen Gruppe eine asiatische Gruppe der fossilen Vertreter der Gattung Homo gegenüberstellt.

In der afrikanisch/europäischen Gruppe sei die Variabilität sehr groß. In dieser Gruppe sei der Torus generell mäßig entwickelt, oft sehr breit und nach oben ausgedehnt, der Sulcus supratoralis selten scharf markiert. Der Torus zeige eine Tendenz zur Multiplikation der Linea nuchae suprema und eine starke Tendenz zur Reduktion. Der Torus angularis und die Crista occipitomastoidea seien Raritäten. Die afrikanische Serie vermittle den Eindruck des Übergangs zu modernen Formen. In Europa fänden sich Exemplare mit schwachem Torus, die Vorläufer von Populationen seien, welche sich in Richtung zum klassischen Neanderthaler hin entwickelten.

In der asiatischen Gruppe sei der Torus kräftig oder sehr kräftig entwickelt, sowohl in seinem Vorspringen als auch durch seine horizontale Ausdehnung. Er sei schmal und generell gut begrenzt durch den Sulcus supratoralis. Der Torus angularis und die Crista occipitomastoidea seien sehr kräftig. Sehr häufig bilde der Torus ein kontinuierliches System zwischen beiden Mastoidfortsätzen. Der Processus retromastoideus sei bemerkenswert stabil. Die Präsenz zahlreicher "alter" Charakteristika auch bei rezenten Populationen deute auf eine relative genetische Isolation hin. Die javanische Linie stelle wie die Neanderthaler eine Sackgasse der Entwicklung dar.

Aus dieser Argumentation zieht Hublin den Beweis für eine polyzentristische Abstammung des Menschen.

4.4.5 Argumentation von Heim (1982)

Einen weiteren Beitrag zur Entstehung des Torus occipitalis gibt Heim. In seiner Argumentation bezieht er sich auf vergleichende

ontogenetische Studien am Neanderthaler und beim rezenten Menschen, im folgenden speziell auf La Ferassie 8, ein Kind von ca. 2 Jahren:

"Le futur "torus occipitalis" des Néandertaliens adultes apparait donc ici nettement et représante la conséquence d'une disposition normale chez le foetus et non pas le résultat d'une action musculaire comme le croit souvent. En effet, une forte éminence transversale à ce niveau, située très au-dessus des insertions des muscles de la nuque, est déjà présante chez le très jeune foetus moderne et chez le nouveau-né. Il n'est donc pas étonnant que cette formation se retrouve sur le crâne du jeune Néandertalien alors que le développement différent de l'occipital de l'enfant moderne a contribué à son effacement précoce.

Embryologiquement, ce bourrelet résulte, et nous l'avon confirmé par le dissection le foetus, d'une différence de niveau entre l'interpariétal membraneux et le sus-occipital cartilagineux, ce dernier s'ossifiant plus tôt alors que le premier encore très souple et malléable à ce stade, va surplomber nettement le sus-occipital qui est déjà relativement plus rigide dès les premiers stades de la vie foetale.

La croissance plus rapide de l'os membraneux chez le jeune Néandertalien peut donc expliquer cette différence de niveau des deux os. Ainsi, le bourrelet transverse de l'occipital néandertalien résulterait lui aussi de la maturation plus précoce le l'occipital; le décalage entre os de membrane et os de cartilage va se maintenir chez l'adulte où it constituera la formation improprement dédignée sous le nom de 'torus occipital'" (Heim, 1982, S. 45-46).

Wie hier ausführlich beschrieben, führt Heim die Entstehung des Torus occipitalis allein auf ein unterschiedliches Wachstum des membranösen Interparietale und des kartilaginösen Supraoccipitale zurück.

4.4.6. Zusammenfassende und vergleichende Beurteilung des Torus occipitalis transversus und der mit ihm in Verbindung stehenden Strukturen

4.4.6.1. Der Torus occipitalis bei den javanischen Vertretern des Homo erectus

Die untersuchten Exemplare des PITHECANTHROPUS sind durch eine auffallende Breite der Ansatzfläche des M. semispinalis capitis charakterisiert. Die Werte für die Gesamtbreite dieses Muskels schwanken zwischen 93 und 97 mm (Tab. 1). Sie liegen damit absolut über den Werten für SINANTHROPUS, abwohl einige Exemplare des PITHECANTHROPUS in Bezug auf Gesamtlänge, Breite und Höhe des Schädels und des Hinterhauptes wesentlich kleiner sind.

Über der Ansatzfläche des M. semispinalis capitis wölbt sich der Torus occipitalis nach hinten vor. Die geringe Entwicklung des Torus lateral der Insertionsfläche des M. semispinalis zeigt, daß dieser Muskel maßgeblichen Einfluß auf die Torusentwicklung genommen hat. Als Fortsetzung des Torus occipitalis nach lateral schließt sich der Torus angularis parietalis an, bei PITHECANTHROPUS I und II verbunden mit einer nur geringen Abflachung der Superstruktur. Nach einer weiteren leichten Unterbrechung geht diese, noch fast auf gleicher Höhe verlaufend, in die eng beieinanderliegende Crista mastoidea und Crista supramastoidea über.

Die sowohl in ihrer Höhe als auch im Grad ihrer Entwicklung nahezu kontinuierlich verlaufende Superstruktur - bei PITHECANTHROPUS II noch deutlicher als bei PITHECANTHROPUS I - läßt sich aus der engen Aneinanderreihung ihrer sie tragenden Teilstrukturen erklären. Dies kommt zustande durch die geringe Größenentwicklung und die Grazilität beider Exemplare, welche das Relief weicher, fließender und einheitlicher erscheinen lassen.

Der beträchtliche Einfluß des sexuellen Dimorphismus auf die Torusgestaltung wird besonders beim Vergleich der Exemplare PITHECANTHROPUS II und PITHECANTHROPUS VII miteinander deutlich. Bei PITHECANTHROPUS VII ist der Torus wesentlich kräftiger entwickelt und die Insertionsfelder des M. semispinalis capitis, des M. obliquus capitis superior und des Venter posterior m. digastrici setzen sich deutlich von der Umgebung ab, teilweise apophysenartig an den Rändern ausgezogen. Die Linea nuchae superior und das Tuberculum linearum sind kräftig entwickelt, ebenso wie die Crista supramastoidea. Der Torus angularis hebt sich mehr hervor und ist vom eigentlichen Torus occipitalis und von der Crista mastoidea deutlicher getrennt. Die Kontinuität der das Hinterhaupt umspannenden Verstärkung ist durch die Akzentuierung der Einzelstrukturen aufgehoben.

Der Verlust der kontinuierlichen Gestaltung der Strukturen entsteht durch den größeren Einfluß einer wesentlich kräftigeren Muskulatur auf den Knochen, welche die Wirkung einzelner Muskeln mehr zur Geltung kommen läßt. Sie wird zusätzlich unterstützt durch eine stärkere Größenentwicklung des Schädels, besonders des Hinterhauptes in Höhe und Länge bei diesem Individuum. Dies führt dazu, daß die laterale Insertionsgrenze des M. semispinalis und der Torus angularis weiter auseinanderrücken und die auf

spezielle Knochenpartien einwirkenden Spannungen reduziert werden.

Die Exemplare PITHECANTHROPUS I und PITHECANTHRPUS VI liegen in der Größenentwicklung des Schädels und der Entwicklung des Torus zwischen diesen beiden Exemplaren.

Was beim Vergleich der Exemplare PITHECANTHROPUS II und PITHECANTHROPUS VII noch auffällt, ist die besondere Entwicklung des Processus mastoideus. Bei beiden ist der Mastoidfortsatz nur sehr schwach entwickelt. Er zieht sich als wenig erhabener Wulst fast transversal der Schädelmitte zu, wo er, ohne einen deutlich "freien" Processus zu bilden, nach der Schädelmitte hin ausläuft. Eine echte Crista mastoidea ist auch bei dem muskelstarken PITHECANTHROPUS VII im medialen Bereich des Processus nicht entwickelt. Der Mastoidfortsatz ist lediglich ein wenig massiver als bei PITHECANTHROPUS II. Nicht nur die im Vergleich zum rezenten Menschen sehr abweichende Konstruktion des Processus mastoideus, sondern auch der geringe Einfluß, den die Muskelentwicklung auf diesen Fortsatz hat, ist erstaunlich. Auch bei PITHECANTHROPUS VI kann eine ähnliche Konstruktion angenommen werden.

Die zu einem einheitlichen Wulst zusammenrückende, aber dabei nicht ihre eigene Identität aufgebende Crista mastoidea und Crista supramastoidea bei PITHECANTHROPUS II lassen sich wahrscheinlich auf die geringe Höhenentwicklung des Schädels zurückführen.

Die Variabilität des Torus wird durch das Einbeziehung von PITHECANTHROPUS IV (Abb. 14) erweitert. Der Torus ist bei diesem

Exemplar im mittleren Bereich sehr kräftig, nach den Seiten verliert er zunächst an Mächtigkeit, um vor der Sutura lambdoidea erneut anzuschwellen. Im Gegensatz zu den anderen Exemplaren ist seine Entwicklung weniger streng mit der Ausdehnung des M. semispinalis verknüpft. Die erneute Anschwellung des Torus im Bereich der lateralen Insertionsgrenzen des Muskels weist auf die große Belastung in dieser Region hin. Die enorme Schädeldicke im Ansatzbereich der Muskeln mag die auftretenden Spannungen partiell kompensiert haben.

Zwei weitere Punkte sollen noch erwähnt werden:
Bei den beiden kräftigen Exemplaren PITHECANTHROPUS IV und PITHECANTHROPUS VII setzt sich die Linea nuchae superior nicht in die Crista mastoidea fort. Nur eines der javanischen Exemplare besitzt eine - von Weidenreich als "typisch" für SINANTHROPUS beschriebene - Crista occipitomastoidea, die Anschluß an den Torusunterrand gewinnt. Aber auch dieses Exemplar (PITHECANTHROPUS VII) zeigt einen von den chinesischen Funden abweichenden Bau der Crista. Sie kann als Modifikation des chinesischen "Musters" aufgefaßt werden.

Bei dem juvenilen Individuum von Modjokerto (Perning 1) ist bereits eine Verstärkung im Torusbereich in Form einer ca. 1o mm breiten, leichten bandförmigen Vorwölbung angelegt.

4.4.6.2. Der Torus occipitalis bei den chinesichen Vertretern des Homo erectus

Der Torus occipitalis ist bei SINANTHROPUS unterschiedlich stark entwickelt, wobei sich die Divergenz weniger

auf seine laterale Breite als auf die unterschiedliche Entwicklung in seiner Höhe und seiner Ausweitung nach posterior bezieht. Seine Breitenentwicklung ist - wie bei PITHECANTHROPUS - eng mit der Ansatzfläche des M. semispinalis capitis korreliert. Hinter der Ansatzfläche des M. semispinalis ist die Ausprägung des Torus wiederum gesonders kräftig. Lateral der Insertion verliert der Torus deutlich an Stärke, so daß der Eindruck entsteht, der Torus sei nach hinten ausgezogen. Die Gesamtbreite des M. semispinalis schwankt bei den Exemplaren zwischen ca. 75 und 81 mm. Der "spitzbogige" Verlauf der Hinterhauptskontur läßt den Eindruck einer größeren Längenzunahme des Hinterhauptes entstehen, als es tatsächlich der Fall ist.

Der Torus occipitalis und der M. semispinalis capitis sind besonders kräftig bei SINANTHROPUS XII, etwas weniger ausgeprägt bei SINANTHROPUS III entwickelt. Der Sachverhalt, daß außer der im Torusbereich ansetzenden bzw. entspringenden Muskulatur auch die Stellung der Oberschuppe Einfluß auf die Größenentwicklung des Torus hat, demonstrieren die Exemplare SINANTHROPUS X und XI mit einer schwächeren Torusentwicklung. Bei beiden ist die Oberschuppe steiler gestellt als bei den vorgenannten Exemplaren. Wahrscheinlich führt diese Tatsache letztlich dazu, daß SINANTHROPUS III mit der geringen Semispinalisbreite von ca. 75 mm einen kräftigeren Torus besitzt, als SINANTHROPUS XI mit einer Semispinalisbreite von 81 mm.

Die bisherige Beschränkung der Diskussion auf den M. semispinalis capitis soll nicht bedeuten, daß nicht auch andere Muskeln, wie z. B. der M. trapezius, der M. splenius capitis oder auch das Ligamentum nuchae, zusätzlichen Einfluß auf die Torusentwicklung

genommen haben. Doch dies läßt sich nicht in gleichem Grad belegen, zumal sich die Anheftungsstellen der beiden Muskeln nicht eingrenzen lassen. Die laterale Grenze des Insertionsfeldes des M. semispinalis wird dagegen bei den chinesischen Exemplaren häufig durch eine Crista markiert, die je nach Form der lateralen Grenzfläche den Unterrand des Torus hervortreibt und sich von dort in Richtung auf die Linea m. obliquus capitis sup. zuwendet. Die Ausbildung dieser Crista ist lediglich bei SINANTHROPUS III nicht gut sichtbar.

In der Fortsetzung des Torus nach lateral findet sich bei SINANTHROPUS X, XI und XII jenseits der Sutura lambdoidea ein kräftiger Torus angularis, der bei dem kleineren und vermutlich jüngeren SINANTHROPUS III schwächer ausgebildet ist und, bogenförmig angelegt, gleichzeitig die hintere Grenze des M. temporalis anzeigt. Der Torus angularis und die laterale Grenze des eigentlichen Torus occipitalis - der annähernd mit der lateralen Begrenzung des M. semispinalis capitis zusammenfällt - sind bei SINANTHROPUS durch ein abgeflachtes Zwischenstück und eine weit offene Sutur 2o - 35 mm voneinander getrennt. Der Zusammenhang zwischen dem Torus angularis und der Linea temporalis ist nicht bei allen Exemplaren so klar sichtbar wie bei SINANTHROPUS III. Bei diesem macht die mächtige Aufblähung des Torus angularis auf die Lage dieser Struktur im Spannungsfeld zwischen Nacken- und Kaumuskulatur aufmerksam.

In Fortsetzung des Torus angularis nach vorn schließt sich in nicht immer so klar sichtbarer Verbindung wie bei SINANTHRO-

PUS XI die Crista mastoidea und Crista supramastoidea an. Beide Strukturen verlaufen bei den übrigen Exemplaren weiter voneinander getrennt und sind auch gleichzeitig unterschiedlich stark entwickelt. Die Crista mastoidea tritt bei SINANTHROPUS III, X und XII hinter der Crista supramastoidea unterschiedlich stark in ihrer Mächtigkeit zurück. Zudem zeigen beide Cristae eine unterschiedlich große Distanz zueinander, während bei SINANTHROPUS XI beide Cristae (li) zusammenlaufen und (re) nur durch einen geringen Abstand von einander getrennt sind. Nur bei SINANTHROPUS XI und nur auf der linken Schädelseite existiert eine kontinuierliche Verbindung der Superstruktur zwischen dem Opisthocranion und der hinteren Begrenzung des Porus acusticus externus. Bei den übrigen Exemplaren zeigt sie sich unterschiedlich stark unterbrochen.

Die Seitenwand des Planum nuchae ist bei SINANTHROPUS, ausgenommen beim Exemplar III, steilgestellt. Die Außenfläche des Processus mastoideus ist bei SINANTHROPUS III und XII breit und flach, bei den übrigen Exemplaren weniger breit und gerundet. Die Verbreiterung des Mastoids bei den Individuen III und XII, zusammen mit dem Fehlen einer klar ausgeprägten Crista mastoidea und der Tendenz zur größeren Höhenentwicklung des Schädels bei Exemplar XII, gibt dem Processus mastoideus bei seitlichem Anblick ein relativ modernes Aussehen.

Nun einige Bemerkungen zur Crista occipitomastoidea. Die Crista occipitomastoidea setzt sich aus der Linea m. obliquus capitis superior (Sakka, 1972) und der Eminence juxtamastoïdienne de Rouviere (siehe dazu auch Hublin, 1978) zusammen. So wie

Demes und Hublin es verstehen, gewinnt die Linea m. obliquus capitis superior Kontakt zum Torus. Bei den Exemplaren X, XI und XII liegt aber lateral von der Ansatzstelle des M. semispinalis capitis noch eine Crista, die nach seitlich vorn und unten in Kontakt zur lateralen Begrenzung des M. obliquus capitis superior zu liegen kommt. Diese Crista ist in Zusammenhang mit dem M. semispinalis capitis, nicht aber mit dem M. obliquus capitis superior zu sehen und verdiente dann wie dieser auch eine eigene Bezeichnung: Linea resp. Crista m. semispinalis capitis. Dies gilt auch deshalb, weil der obere Teil der Crista occipitomastoidea als eine durch den M. obliquus capitis superior hervorgerufene Struktur verstanden wird.

Die Crista occipitomastoidea ist bei SINANTHROPUS, ausgenommen bei Exemplar III, kräftig entwickelt. Die beschriebene Verbindung zwischen Torus und Crista occipitomastoidea unterteilt das Planum nuchae in eine mittlere und zwei Seitenflächen, die in unterschiedlicher Ebene zueinander liegen. SINANTHROPUS III zeigt weder eine klare Crista occipitomastoidea noch eine klare Abknickung zwischen den Flächen. Dieser Schädel ist gleichzeitig der grazilste und jüngste unter den genannten Funden. Er ist in Länge und Höhe des Hinterhauptes weniger stark entwickelt als die übrigen und erinnert von seiner Form her stark an PITHECANTHROPUS.

4.4.6.3. Der Torus occipitalis bei den afrikanischen Vertretern des Homo erectus

Der Torus occipitalis bei OH 9 ist schwach entwickelt. Ein klarer Torus existiert lediglich in der mittleren Partie des Schädels und verblaßt nach den Seiten zu. Unterhalb des Torus finden sich, ebenfalls schwach entwickelt, die Impressionen

des M. semispinalis capitis (Breite 75 mm). Der Sulcus supratoralis ist kaum entwickelt und beschränkt sich auf den mittleren Bereich.

Die Linea temporalis ist außergewöhnlich kräftig ausgebildet und kaschiert den Torus angularis parietalis. Bei den lateralen Torusdifferenzierungen dominiert die Crista mastoidea. Die Crista supramastoidea tritt kaum als eigenständige Struktur hervor. Die Crista occipitomastoidea ist wenig kräftig und zeigt keinen durchgängigen Verlauf. Die kräftige Crista mastoidea, die in engem Kontakt zur Linea temporalis steht, zieht eine scharfe Grenze zwischen lateraler vorderer und hinterer Fläche des Processus mastoideus.

Der Processus mastoideus ist mächtig entwickelt. Beiderseits ist die Spitze des Processus mammillaris nicht erhalten. Er zeigt eine starke Einwärtsorientierung. Die größte Schädelbreite liegt auf der weit nach lateral ausladenden Crista mastoidea.

Die beiden zeitlich älteren Exemplare KNM-ER 3733 und KNM-ER 3883 setzen sich bezüglich der Gestaltung des Torus occipitalis und der mit ihm in Verbindung stehenden Strukturen deutlich von OH 9 ab. Bei KNM-ER 3733 ist der Torus occipitalis im mittleren Bereich kräftiger entwickelt als bei OH 9. Er flacht nach den Seiten zu ab, ohne jedoch seine ganze Stärke einzubüßen. Er zeigt eine klare obere und untere Grenze. Die Höhe des Torus ist geringer als bei OH 9, der Sulcus supratoralis weit ausgeprägter als bei diesem. Wie auch bei OH 9 und den übrigen Exemplaren zeigt sich die Torusausbildung deutlich mit der lateralen Ausdehnung des M. semispinalis

capitis verknüpft, die bei diesem Exemplar 68 mm beträgt. KNM-ER 3733 zeigt ein klar entwickeltes Tuberculum linearum. Ein Torus angularis ist nicht vorhanden. Dafür zeigt das Individuum eine andere Besonderheit: unterhalb des Angulus mastoideus findet sich im Bereich der Linea nuchae superior, und deutlich von der lateralen Grenze des M. semispinalis capitis getrennt, beiderseits eine unterschiedlich ausgeprägte Anschwellung des Knochens zu einer außerordentlich kräftigen Leiste, die von ihrer Lage und Gestalt her an den von Waldeyer (19o9) beschriebenen Processus retromastoideus erinnert.

Als laterale Torusdifferenzierungen sind die Crista supramastoidea und Crista mastoidea außerordentlich schwach, wenn auch annähernd gleichstark ausgebildet. Beide sind durch eine Distanz von etwa 1o mm voneinander getrennt. Die Crista occipitomastoidea ist lediglich in ihrem vorderen Teil, der Eminence juxtamastoïdienne, schwach angedeutet.

Der Processus mastoideus ist beiderseits beschädigt. Auf der besser erhaltenen rechten Schädelseite zeigt er eine deutliche Einwärtsorientierung, aber nicht so ausgeprägt wie das Exemplar OH 9. Außerdem besitzt es auch nicht dessen weite Ausladung der Crista mastoidea. KNM-ER 3733 zeigt einen Processus mastoideus ähnlicher Konstruktion und Orientierung wie OH 9, nur ist er weit schwächer ausgebildet. Auch in der Orientierung der Incisura mastoidea ähneln sich beide Exemplare.

Das Hinterhaupt des Individuums KNM-ER 3883 stellt sich stark deformiert und abradiert dar, so daß nur wenige vorsichtige Angaben zu diesem Exemplar möglich sind. Der Torus occipitalis ist in seiner Ausbildung schwächer als bei KNM-

ER 3733. Ein Torus angularis existiert ebenfalls nicht. Unterhalb des Angulus mastoideus ossis parietalis findet sich auch bei diesem Exemplar eine Anschwellung, wenn diese auch weniger kräftig als beim vorgenannten ist.

Die Crista mastoidea und die Crista supramastoidea treten nur schwach hervor. Der Processus mastoideus, auf der rechten Seite fast vollständig erhalten, zeigt einen kräftigen, weit nach kaudal vorstoßenden freien Processus mammillaris, der leicht nach medial umbiegt. Die Crista occipitomastoidea ist nur in ihrem vorderen Teil, und hier nur sehr schwach ausgebildet.

4.4.6.4. Zusammenfassender Vergleich

Die beiden fernöstlichen Gruppen unterscheiden sich zunächst einmal in Größe und Form des Hinterhauptes in Ansicht von unten (Abb.15). Während für alle adulten javanischen Funde das Hinterhaupt zwischen den beiden Mastoidfortsätzen annähernd einen halben Kreisbogen bildet, ist für die chinesischen Exemplare (mit Ausnahme von SINANTHROPUS III) eine Ausdehnung des Hinterhauptes nach dorsal zu beobachten, so daß als Kontur ein hoher spitzer Bogen entsteht. Damit verbunden ist bei SINANTHROPUS eine Zunahme des Hinterhauptes an Höhe, wobei wiederum das Exemplar III eine Ausnahme darstellt. Auch bei PITHECANTHROPUS schwankt die Höhenentwicklung beträchtlich, wobei PITHECANTHROPUS VII diesbezüglich an die obere, PITHECANTHROPUS II hingegen an die untere Grenze zu stellen ist.

Die Variabilität des Torus occipitalis und der mit ihm in Zusammenhang stehenden lateralen Strukturen ist in beiden Gruppen beträchtlich. Bei den adulten Individuen findet sich eine enge Korrelation zwischen der Ausdehnung des M. semispinalis capitis und der Torusausbildung. Alle chinesischen Exemplare zeigen eine geringere Entfaltung des M. semispinalis in seiner Breite als die javanischen. Selbst das sehr grazile Exemplar PITHECANTHROPUS II besitzt eine größere laterale Ausdehnung des Muskels als das als männlich eingestufte robuste Individuum SINANTHROPUS XII. Aufgrund des bisher vorliegenden Materials lassen sich unter diesem Aspekt die beiden geographischen Varianten des Homo erectus - trotz erheblichem sexuellen Dimorphismus innerhalb jeder Gruppe - klar trennen.

Bezüglich des sexuellen Dimorphismus kann festgestellt werden, daß er innerhalb der einzelnen Gruppen erheblich zur Variabilität des Torus und seiner lateralen Differenzierungen beiträgt, und daß er sich bisher weit ausgeprägter bei den javanischen Funden darstellt.

Die im Vergleich zu den chinesischen Exemplaren geringere Entwicklung des Hinterhauptes bei den javanischen Exemplaren nach dorsal bringt es - zusammen mit der weiten Ausdehnung des M. semispinalis nach lateral - mit sich, daß sich vor allem bei den grazileren Individuen der Torus occipitalis und die mit ihm in Verbindung stehenden Strukturen eng aneinanderreihen und so eine recht einheitliche transversale Verstärkung zwischen beiden Mastoidfortsätzen entstehen lassen, die besonders bei den als weiblich eingestuften Funden in sich außerdem weniger differenziert ist.

Mit der Verlängerung des Hinterhauptes in der Mehrzahl der chinesischen Exemplare kommt es zur Separierung einzelner Strukturen. Diese Trennung hängt sowohl von der Reduzierung der Breite des M. semispinalis capitis als auch von der Geschlechtszugehörigkeit und dem Alter der Individuen ab, wie bei SINANTHROPUS III zu sehen ist. Trotz einer kräftig entwickelten Muskulatur bleibt bei der geringen Längenentwicklung des Exemplars eine relative Kontinuität der Superstruktur insgesamt gewahrt.

Die unterschiedliche Entfaltung des Schädels hinsichtlich der Höhe und Länge in beiden Gruppen dürfte auch für ein weiteres Phänomen, nämlich für die Ausbildung einer "durchgängigen" Crista occipitomastoidea, verantwortlich zu machen sein. Die größere Hinterhauptslänge und die gleichzeitige Zunahme an Höhe des Schädels bei SINANTHROPUS vergrößern die Masse der zu bewegenden Teile und gleichzeitig auch den Hebelarm. Die herausmodulierten lateralen Grenzen des M. semispinalis capitis (der obere Teil der Crista occipitomastoidea) wie auch die durch den M. obliquus capitis hervorgerufenen medialen und lateralen Muskelapophysen weisen auf eine besondere Beanspruchung hin.

Der M. obliquus capitis superior zeigt bei PITHECANTHROPUS im allgemeinen eine schwächere Ausbildung als bei SINANTHROPUS. Ausnahmen stellen der kräftige PITHECANTHROPUS VII und der grazile, wahrscheinlich jungadulte SINANTHROPUS III dar. Möglicherweise hat die besondere Breite des M. semispi-

nalis capitis bei PITHECANTHROPUS den Wirkungsbereich anderer Muskeln, vor allem den M. obliquus capitis superior, der unmittelbar lateral vor ihm liegt, beeinflußt.

Die chinesischen Funde zeigen ferner gegenüber den javanischen folgende Besonderheiten:

1. Reduzierung des Sulcus supratoralis,
2. allgemein kräftigere Entwicklung des Torus angularis,
3. geringere Ausbildung der Crista mastoidea bzw. laterale Verbreiterung des Processus mastoideus.

Zu der teilweise erheblichen Reduzierung des Sulcus supratoralis bei einzelnen Individuen des SINANTHROPUS ist hervorzuheben, daß dem verschiedene Ursachen zugrundeliegen können. Bei SINANTHROPUS X dürfte die primäre Ursache in der Auswölbung des Planum occipitale unmittelbar über der Abknickung der Schuppenteile gegeneinander zu suchen sein. Die am Rand des Planum nuchae ansetzenden Kräfte lassen sich über eine steilgestellte Oberschuppe besser ableiten. Es lassen sich jedoch nicht alle vorliegenden Formen des Sulcus zufriedenstellend klären.

Auch die kräftigere Ausbildung des Torus angularis bei SINANTHROPUS ist nicht leicht zu deuten. Vielleicht ist es seine besondere Lage im Spannungsfeld zwischen der Kaumuskulatur und der im Nacken anheftenden Muskulatur bei gleichzeitig mehr dissoziierter Superstruktur, wie auch die unmittelbare Nähe von Suturen, welche die Knochenbildung im Angulus mastoideus in so beträchtlichem Ausmaß hervorgerufen hat.

Auf die Umformung des Processus mastoideus und die Reduzierung der Crista mastoidea soll ausführlich in einem weiteren Kapitel eingegangen werden.

Bezüglich der Variabilität der javanischen und chinesischen Funde soll noch einmal explizit darauf aufmerksam gemacht werden, daß sie im auffallenden Gegensatz zu der von anderen Autoren (Weidenreich, 1943, Demes, 1977, Hublin, 1978) immer wieder hervorgehobenen Übereinstimmung innerhalb der Gruppen steht.

Die Breite des M. semispinalis capitis ist bei den afrikanischen Exemplaren geringer als bei den fernöstlichen Exemplaren, das gilt besonders im Vergleich zu den javanischen Funden, die den afrikanischen zeitlich unmittelbar folgen bzw. ein vergleichbares Alter besitzen. Da die Hinterhauptsentwicklung bei OH 9 und den javanischen Individuen auf vergleichbarer Stufe steht, ist zu erwarten, daß eine weit geringere Entfaltung des M. semispinalis capitis auch eine geringere Ausbildung des Torus occipitalis mit sich bringt, wie es die fossilen Belege auch demonstrieren.

Ein Torus angularis ist bei den afrikanischen Exemplaren nicht vorhanden, d.h. bei OH 9 läßt sich dies nicht mit ausreichender Sicherheit feststellen, weil die mächtige Aufwölbung der Linea temporalis den Torus angularis auch kaschieren könnte. Die beiden Exemplare von East Rudolf unterscheiden sich darin aber mit Sicherheit von allen fernöstlichen Vertretern der Species Homo erectus.

Auch in der Ausbildung der Crista mastoidea und Crista supramastoidea setzen sich die Exemplare von East Rudolf von den fernöstlichen Funden, teilweise aber auch von OH 9 ab. Beide Cristae sind bei diesen ausgesprochen schwach entwickelt. Bei OH 9 ist nur die Crista mastoidea, dafür aber außergewöhnlich stark betont. Dagegen findet sich bei den fernöstlichen Funden häufig eine Hervorhebung der Crista supramastoidea.

Auch die Crista occipitomastoidea ist bei den afrikanischen Exemplaren nur sehr schwach ausgeprägt. Das betrifft insbesondere die Funde von East Rudolf, vornehmlich in ihrem vorderen Bereich.

Eine das ganze Hinterhaupt umspannende Superstruktur, wie sie bei den fernöstlichen Vertretern des Homo erectus vorhanden ist, existiert bei den beiden, bisher zu den frühesten Vertretern der Species zählenden Funde von East Rudolf nicht. Bei OH 9 kann man von einer schwachen Ausprägung des Torus im mittleren Abschnitt sowie einer mächtigen Entfaltung der Crista mastoidea und einer geringen der Crista supramastoidea sprechen. Die beiden Funde von East Rudolf unterscheiden sich allerdings auch von allen übrigen genannten Exemplaren durch eine andere Schädelform. Der Schädel ist insgesamt gerundeter und graziler, die Hinterhauptsentfaltung wesentlich geringer als bei allen übrigen Funden, die ihnen zeitlich folgen. Sie setzen sich darin, und auch was die lateralen Torusdifferenzierungen angeht, deutlich von OH 9 ab. Ihre Schädel sind insgesamt kleiner, die Abknickung zwischen Kalotte und Basis ist weit weniger ausgeprägt als bei den übrigen Individuen. In der Form ihres Hirnschädels lehnen sie sich stärker an die von Homo habilis bekannte Gestaltung an. Die beiden Exemplare von

East Rudolf setzen sich morphologisch klar von dem zeitlich jüngeren Exemplar OH 9 ab.

Nach unserer bisherigen Kenntnis lassen die afrikanischen Funde eine schwächere Entwicklung des Torus occipitalis als die fernöstlichen Vertreter der Species Homo erectus erkennen. Sie zeigen auch bezüglich der Entwicklung vieler Einzelstrukturen ihre eigenständige Entwicklung.

4.4.7. Versuch einer Erklärung des Torus occipitalis und der mit ihm in Verbindung stehenden Strukturen auf konstruktionsmorphologischer und funktionsmorphologischer Basis

Die nun folgenden Betrachtungen stützen sich auf die Theorie des funktionellen Knochenbaus (Roux, 1895; Pauwels, 1960, 1965), auf die Membrantheorie (Danielli & Davson, 1935) sowie auf Prinzipien der Newton'schen Physik und deren Ableitung auf allgemeine Prinzipien der Baukonstruktion (Joedicke, 1962). DieserVersuch ist lediglich als ein Ansatz zu verstehen, weil Schalenkonstruktionen der Technik weitaus weniger kompliziert sind (und sein müssen) als die Schädelkonstruktion, die eine funktionelle Anspassung in gewissem Rahmen immer erlaubt und auch deshalb, weil die im Schädel in einzelnen Punkten wirkenden Kräfte sich nicht durch die in der Technik verwendeten einfachen Formgebungen einfangen und beschreiben lassen.

Der Schädel sei als ein dreidimensionales Modell zu betrachten, das auf einer Stützfläche ruht. Die Belastungen, die mit dieser

Art der Unterstützung einhergehen, sollen zunächst unbeachtet bleiben.

Die Festigkeit einer Membran, z.B. in Form eines Ballons, beruht auf ihrer Form, welche es erlaubt, die durch den in ihr wirkenden Luftdruck hervorgerufene Belastung durch reine Zugspannungen aufzunehmen und sie gleichmäßig über die Dicke der Haut zu verteilen. Nicht die Stärke der Membran, sondern ihre Form ist hierfür entscheidend (als weiteres Beispiel sei auf einen Regenschirm in gespannter und ungespannter Form hingewiesen). Wirken hohe Punktlasten auf eine Schalenkonstruktion (Ballon, Ei), so versagt diese Konstruktion, weil die Zerlegung der angreifenden Kräfte nicht mehr in Richtung der Schalenkrümmung erfolgen kann. Der Membranspannungszustand ist dann an den besagten Stellen gestört. Es entstehen Biegebeanspruchungen, die im Fall von Baukonstruktionen durch entsprechende Versteifungen o. ä. aufgefangen werden können (Abb. 16a,b). "Solange eine Schale als Membrane wirkt, werden alle äußeren Belastungen durch tangential zur Krümmung gerichtete innere Zug- und Druckkräfte aufgenommen, nicht aber durch Biege- und Torsionsmomente" (Joedicke, 1962, S. 31). Weiterhin schreibt Joedicke: "In einer doppelt gekrümmten Schale treten vor allem reine Membranspannungen auf, Biegemomente sind nur selten anzutreffen. Doppelt gekrümmte Schalen weisen weiterhin gegenüber einfach gekrümmten Schalen eine große Beulsicherheit auf, die es erlaubt, derartige Konstruktionen sehr dünn auszubilden" (Joedicke, 1962, S. 98).

Die nun folgenden Betrachtungen gehen von der Kugelform aus (Abb.16c,d). Eine Kugel ist von ihrer Konstruktion her ein in sich stabiles System. Nach der Membrantheorie entstehen bei Belastung eines Rotationskörpers im Innern der Schale Kräfte in 2 Richtungen: Meridiankräfte und Ringkräfte. Die Meridiankräfte sind immer reine Druckkräfte; die Ringkräfte sind demgegenüber im oberen Bereich (oberhalb der sogenannten "Bruchfuge") Druckkräfte, im unteren Bereich reine Zugkräfte. Dieser Membranspannungszustand ist aber nur solange "ungestört", wie die Auflagerungsbedingungen eine reibungslose Ableitung der auftretenden Spannungen gestatten.

Bei punktförmiger oder nicht kontinuierlicher Randunterstützung konzentriert sich der Kräfteverlauf zu den Auflagern hin, bzw. entsprechend den Auflagerungsflächen. Es treten zusätzliche Biegebeanspruchungen auf. Bei punktförmiger Auflagerung werden die Kräfte zwischen den Auflagern durch Momente im unteren Halbkugelbereich übertragen. Wie bereits kurz erwähnt, gehört zu den statischen Grundlagen einer Schalenkonstruktion der Sachverhalt, daß zweifach gekrümmte Schalen gegenüber einfach gekrümmten den Vorzug einer größeren Steifigkeit haben, und zwar, weil die zweite Krümmung einem Ausknicken entgegenwirkt. Da bei allen Tragwerken auch die Höhe einen entscheidenden Faktor für die Tragfähigkeit einer Konstruktion darstellt, ist bei gleicher Spannweite und Belastung eine stärker gekrümmte Schale tragfähiger als eine schwachgekrümmte. Diese Aussage gilt jedoch nur für den oberen Bereich einer Schale, der Druckzone.

Der nach der Membrantheorie ideale Fall der Auflagerung ist bei einer Halbkugel gegeben, denn bei einer Halbkugel verlaufen die Auflagerkräfte vertikal, weil die Kräfte in einer Kugel immer tangential zur Oberfläche wirken. Bei voller Randunterstützung verlaufen die Ring- und Meridiankräfte gleichmäßig bis in die Randzonen. Sie werden am Äquator senkrecht auf die Unterstützung übertragen. Die Schale ist im Gleichgewicht; es tritt kein Horizontalschub auf. Bei punktförmiger oder nicht kontinuierlicher Randunterstützung treten, wie bereits erwähnt, zusätzliche Biegespannungen auf (Abb. 17a, b).

In der Praxis wird dem Bau von flachen Kugelkalotten der Vorzug gegeben. Dabei wird der Ausschnitt so gewählt, daß die Kalotte oberhalb der "Bruchfuge", d.h. oberhalb der Nullinie der Ringspannungen (der Bruchfugenwinkel beträgt bei lotrechter, gleichmäßiger Belastung 45 ^{o}) liegt, und sowohl die Meridian- als auch die Ringkräfte als reine Druckkräfte wirken.

Der Bau dieser flachen Kugelkalotten erfordert eine besondere Ausgestaltung der Randzonen als der Zone der Überleitung der Kräfte. Am Rand entstehen nämlich die schräg nach unten gerichteten Meridiankräfte, die sich in Vertikal- und Horizontalkomponenten zerlegen lassen (Abb. 17c).

Zur Aufnahme und Ableitung der Horizontalkräfte stehen mehrere Möglichkeiten der Ausbildung der Randzonen offen:

1. Anlegung eines vorgespannten Zugringes (Abb. 18a):
   die senkrecht wirkenden Kräfte werden durch vertikale Stützen, die horizontal wirkenden Kräfte durch ein Zugband aufgenommen;

2. Ausbildung eines Übergangsbogens (Abb. 18b):
   der Randzonenbereich wird so geformt, daß die statischen Verhältnisse einer Halbkugel gleichen;

3. Besondere Formung des Randes (Abb. 18c):
   die Horizontalkräfte werden über die besondere Formung des Randes zum Auflager und von dort an das Zugband übertragen;

4. Stützenausbildung (Abb. 18d):
   einfacher als bei einer Kombination aus vertikalen Stützen und Zugring werden schräg gerichtete Meridiankräfte durch schräge Widerlager aufgenommen. Wenn diese in Richtung der Meridiankräfte liegen, können Biegebeanspruchungen vollständig vermieden werden.

Aus dem bisher Dargestellten geht hervor, wie problematisch die Ableitung von Kräften, die im System selbst liegen oder auf das System von außen einwirken, sein wird bei einer Konstruktion, die aus zwei gegeneinandergekehrten flachen Kugelkalotten besteht. Die Randzone unterliegt dann besonders starken Belastungen (Abb. 19).

Die Kräfte, die in der oberen Kugelkalotte wirken, müssen mit ihren horizontalen und vertikalen Komponenten an die untere Kugelkalotte weitergeleitet werden. Eine Weiterleitung ist nach den gezeigten Modellen denkbar schwierig. Die horizontalen Komponenten lassen sich durch ein Zugband auffangen, die vertikalen Kräfte müssen vom Randbereich der unteren Kugelkalotte aufgefangen werden.

Auf die untere Kugelkalotte wirken die Druckkräfte der oberen Kalotte, daneben Horizontal- und Vertikalkräfte des eigenen Systems. Die Horizontalkräfte ließen sich wieder durch ein Zugband auffangen, die Vertikalkräfte beider Kalottenhälften führen zu starken Beanspruchungen der unteren Kalotte. Können diese Kräfte durch das Material nicht aufgefangen werden, kommt es zum Bruch der Gesamtkonstruktion.

Allgemein neigt diese Konstruktion der gegeneinandergekehrten flachen Kugelkalotten ohne Versteifung dazu, daß sich bei zu hohen Belastungen beide Kalotten einander soweit nähern, bis es im Randbereich zum Bruch kommt.

Doch kommen wir wieder auf den Schädel zu sprechen. Wie schon erwähnt, hat die Annäherung des Schädels an die Kugelform nicht nur den Vorzug, auf kleinstem Raum möglichst viel Kapazität unterzubringen, sondern auch - nach dem gesagten - den Vorteil einer großen Stabilität des Systems in sich. Es ist also nicht verwunderlich, daß die statisch günstige Kugelform in der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Menschen immer wieder angestrebt wurde. Eine besondere Belastung des Hinterhauptes ist im wesentlichen nur im Bereich der Auflagerung des Schädels auf die Wirbelsäule und durch die Beanspruchung der Muskulatur gegeben. Zusätzlich wirkt noch das Gewicht der endokranialen Elemente auf den basalen Teil ein.

Im Rahmen der Entwicklung der Species Homo erectus hat der Schädel eine deutliche Verlängerung erfahren, ohne gleichzeitig auch in entsprechendem Maße an Höhe zuzunehmen. Damit kam

es zu einer deutlichen Abflachung des Schädels im postotischen Teil und dort speziell im Bereich der Occipitalschuppe zu einer starken Abwinklung zwischen Kalotte und Basis.

Der postotische Teil des Schädels entspricht von seiner Konstruktion her den im Modell diskutierten flachen gegeneinandergekehrten Kugelkalotten. Die horizontal und vertikal wirkenden Kräfte im Randbereich beider Kalotten können bei Homo erectus - anders als beim Neanderthaler durch den Bau eines Übergangsbogens - nicht abgefangen werden, sonders müssen durch Versteifung des Randbereiches kompensiert werden. Dies ist umsomehr erforderlich, als neben den allein durch die Konstruktion gegebenen Belastungen auch ein permanent vorhandenes Gewicht der endokranialen Teile und eine kräftige Muskulatur bei gegebenem großen Hebelarm zusätzliche Spannungen im System verursacht. Der nach vorn gerichtete Zug der Muskulatur wirkt zwar im Bereich der Occipitalschuppe teilweise dem Horizontalschub entgegen, belastet aber gleichzeitig den Randbereich zusätzlich mit weiteren Kräften, die sich aufgrund der starken Abknickung schlecht ableiten lassen. Der Schädel muß aber fähig sein, über diese "normalen" Beanspruchungen hinaus auch bei größeren Belastungen das empfindliche Gehirn zu schützen.

Aufgrund dieser Überlegungen überrascht es kaum mehr, in der Randzone zwischen Kalotte und Basis - je nachdem, wie stark die Wölbung, die durch die Form des Gehirns vorgegeben ist, im randnahen Bereich ausfällt - eine Verstärkung des Knochens zu finden. Es sind sowohl die systemimmanenten als auch die von außen bzw. innen wirkenden Beanspruchungen, die in dem

kritischen Bereich zwischen Kalotte und Basis zu einer beträchtlichen Versteifung der Randzonen führen. Wie in den morphologischen Vergleichen ausführlich diskutiert, wird dies besonders eindrucksvoll sichtbar in der engen Korrelation zwischen dem Grad der Torusentwicklung und der Breite der Ansatzfläche des M. semispinalis capitis.

Zusammenfassend sei festgestellt, daß die Schädelform, die sich der Kugel nähert, statisch gesehen die größeren Vorteile besitzt, sowohl was ihre systemimmantente Stabilität als auch den Angriff von Belastungen von außen betrifft. Sie bietet gleichzeitig die Möglichkeit, auf kleinstem Raum die größtmögliche Kapazität unterzubringen, erlaubt bei größtmöglicher Materialersparnis einen optimalen Leichtbau des Schädels und entlastet durch stärkere Wölbung die fragile Basis in ihrem vorderen Bereich.

Die Schädelform, die für Homo erectus charakteristisch ist, stellt von ihrer Konstruktion her die statisch ungünstigste Form in der menschlichen Stammesgeschichte dar. Sie konnte sich im evolutiven Prozess nur deshalb durchsetzen und so lange halten, weil Möglichkeiten offenstanden, die mit ihr verbundenen schwerwiegenden Nachteile zu kompensieren, d.h. im Selektionsprozess diejenigen Individuen zu favorisieren, die zu vermehrter Knochenbildung neigten, um bei Beibehaltung des Leichtbaus des Schädels die Wandungsdicke zu erhöhen und die besonders beanspruchten bzw. gefährdetsten Partien des Schädels durch zusätzliche Versteifungen nach dem in der Evolution bereits eingespielten Prinzips des funktionellen Knochenbaus zu sichern.

Es soll nicht unerwähnt bleiben, daß die in so vieler Hinsicht ungünstige Schädelform bei Homo erectus auch einen besonderen Vorzug hatte. So konnten nämlich Krafteinwirkungen von außen, die die Kalotte trafen, zum einen durch die Verdickung der Schädelwand, zum anderen durch die im Bereich des Torus und der mit ihm assoziierten Strukturen vorliegenden Verstärkungen aufgefangen werden. Sie reduzierten somit die Gefahr der heute so gefürchteten Schädelbasisbrüche.

Auf die bei Homo erectus ebenfalls ungünstige Verteilung der Kräfte im Schädelinnenraum, was die Lagerung der Neuralmasse und die Verspannungen der Dura mater angeht, kann hier nicht eingegangen werden.

Widmen wir uns wieder dem Torus occipitalis und den mit ihm in Verbindung stehenden lateralen Strukturen. Zusammengefaßt kann er als eine Verstärkung des Knochens im postotischen Bereich beschrieben werden, der bei Homo erectus aus Gründen eines unvorteilhaften Schädelbaus und den damit verbundenen ungünstigen statischen Verhältnissen bezüglich der Kraftableitung in den Randzonen notwendig wurde. Diese ungünstige Konstruktion erforderte zum einen eine generelle Versteifung, d.h. eine Zunahme an Knochendicke, zum anderen eine mehr lokale Versteifung als Antwort auf die an den besonders gefährdeten Stellen im Randbereich der gegeneinandergekehrten Schalenflächen durch die dort ansetzenden Kräfte. Unter diesen mehr lokal wirkenden Kräften sind die Biegebeanspruchungen im oberen Bereich der unteren Schale zu verstehen, die mit der Konstruktion in Zusammenhang stehen. Vor allem aber sind es die beträchtlichen Kräfte der dort anheftenden Muskulatur.

Hier wurde vor allem auf die Wirkungen des M. semispinalis capitis aufmerksam gemacht.

Bei Homo erectus ist es die beträchtliche Größe dieser Kräfte in ihrer Wirkung auf eine sehr unvorteilhafte Konstruktion, die die enormen Verstärkungen zwischen Kalotte und Basis hervorgebracht hat.

Die von Individuum zu Individuum und auch von Population zu Population variierende Torusmorphologie im einzelnen ist von zahlreichen modifizierenden Faktoren abhängig, die zum Teil schon ausführlich diskutiert wurden. Dabei gewinnen besonders die jeweils vorliegenden Wölbungsverhältnisse, die Größe des Hirnschädels, besonders die Höhenentwicklung, Verteilung, Stärke und Gebrauch der Muskulatur und die jeweiligen Hebelarmverhältnisse, sowie die besonders für den Gesamtverlauf der menschlichen Stammesgeschichte sich verändernde Lage des Schädels auf der Wirbelsäule, neben den von Demes (1977) genannten beeinflussenden Faktoren und auch genetischen Effekten besondere Bedeutung.

Andere Verstärkungszüge, wie die Crista occipitomastoidea und der Torus sagittalis, lassen sich dagegen mit der Theorie des funktionellen Knochenbaus ausreichend gut erklären. Auf die Optimierung der angreifenden Kräfte bei ausgiebigem Gebrauch der Zähne als Werkzeuge bei gleichzeitiger Verlängerung des postkondylären Hebelarms soll hier nur kurz hingewiesen werden. Es ist das unterschiedliche Zusammenspiel aller modifizierenden Faktoren, die die jeweilige Form des Torus und der mit ihm in Verbindung stehenden lateralen Strukturen hervorruft.

4.4.8. Diskussion der Hypothesen

Der funktionsorientierte Ansatz von Demes (1977) soll hier unterstützt werden. Er wird ergänzt um einen konstruktionsorientierten Aspekt, der besagt, daß es primär die Konstruktion des Schädels im postotischen Teil ist, die eine Verstärkung im Randbereich zwischen Kalotte und Basis bei Homo erectus nötig machte. Die ansetzenden Muskelkräfte machen sekundär erst eine Versteifung des ohnehin nicht sehr stabilen Systems in besonderem Maße erforderlich.

Hublin (1978) hebt die Homogenität der am Torus beteiligten Strukturen bei den fernöstlichen Exemplaren des Homo erectus m. E. zu stark hervor. Er vergleicht zudem zeitlich weit auseinanderliegende Exemplare bzw. Gruppen miteinander und bezieht so evolutive Veränderungen, die in der Vergrößerung der Kranialkapazität und auch in der veränderten Schädelkonstruktion ihren Ausdruck finden, zu wenig ein.

Besonders wichtig dürfte sein, daß die afrikanischen Individuen im Vergleich zu den ihnen zeitlich folgenden javanischen Exemplaren einen in seiner Breite schwach entwickelten M. semispinalis capitis besitzen. Dieser Befund und die stärkere Wölbung des Schädels bei den Exemplaren von East Rudolf, besonders im lateralen Bereich, machen die Ausbildung von stark ausgeprägten Superstrukturen nicht erforderlich.
Die Existenz oder Nichtexistenz eines Torus angularis ist - so wie Hublin diese Struktur betrachtet - nicht stichhaltig. Der von ihm als apomorphes Charakteristikum verwendete "Processus retromastoideus" bei den fernöstlichen Exemplaren, der sich dort

bis in jüngste Zeit erhalten haben soll, stellt nichts weiter als eine Anschwellung des Torus im Bereich der lateralen Grenze des M. semispinalis capitis dar und läßt sich wahrscheinlich allein auf die besondere Breite des Muskels zurückführen. Einen möglicherweise echten Processus retromastoideus besitzen hingegen die beiden Exemplare von East Rudolf, so daß die diesbezügliche Argumentation gleichfalls hinfällig wird.

Die von Hublin angefügten graphischen Darstellungen zeigen sehr eindrucksvoll, daß bei einem Vergleich verschiedener metrischer Werte des Hinterhauptes es nur der Winkel zwischen Lambda, Inion und Opisthion ist, der die Vertreter des Homo erectus relativ klar von den ihm zeitlich folgenden Funden separiert.

Heim (1982) führt den Torus allein auf unterschiedliches Wachstum des membranösen Interparietale und des kartilaginösen Supraoccipitale zurück und lehnt jeden Einfluß der Muskulatur zur Entstehung des "Torus" beim Neanderthaler ab. Dazu ist zu bemerken, daß der Torus beim Neanderthaler Zeichen der Auflösung zeigt, wie von Weidenreich bereits hervorgehoben und von Hublin (1978) zeichnerisch sehr anschaulich dargestellt wird. Hublin spricht von einem oberen und unteren "Torusarm"; beide werden von der "Fosse sus-iniaque" getrennt. Kaudal vom unteren Torusarm befindet sich die Ansatzfläche der Nackenmuskulatur und dieser Teil des Torus wird auch ganz offensichtlich von der Muskulatur hervorgerufen. McCoun & Keith (1939) haben diesen Zusammenhang bereits klar formuliert.

Der obere Teil des Torus liegt nun aber in dem Teil des Hinterhauptes, der den Randbereich zwischen Kalotte und Basis bildet. Der Übergang zwischen dem oberen und unteren Teil des Os occipitale ist weit weniger gewinkelt als bei Homo erectus. Beim Neanderthaler stellt er vielmehr eine ausgeprägte Wölbung dar, die nach den vorgestellten Modellen von Joedicke (1962) dem Bau eines Übergangsbogens nahekommt. Er zeigt wie dieser auch eine weitläufigere Verdickung.

Bei der Betrachtung juveniler Individuen muß nach der hier vorgetragenen Hypothese des Einflusses der Konstruktion auf die Torusbildung die stärkere Verrundung des kindlichen Schädels, die auch beim Neanderthaler gegeben ist, zusätzlich besonders beachtet werden.

Der hier vorgestellte Erklärungsversuch des Torus kommt den Vorstellungen von Weidenreich (1940b, 1943) nahe, der in dieser Superstruktur einen Teil des gesamten, den Schädel umspannenden Verstärkungssystems sah, das über die Jochbögen hinweg auch den Torus supraorbitalis einschloß. Was die Jochbögen betrifft, läßt sich der Weidenreich'sche Ansatz nach dem hier vorgetragenen Konzept nicht halten. Bei der Entstehung des Torus supraorbitalis allerdings dürften neben anderen sehr wahscheinlich auch die hier diskutierten statischen Momente eine Rolle spielen.

Zum Schluß sei noch eine kurze Bemerkung zu spannungsoptischen Untersuchungen von Demes (Vortrag, 1982, und Dissertation, 1982, die unmittelbar vor Abgabe dieser Arbeit zuging und deshalb im Literaturverzeichnis hinten angefügt werden mußte). Was die Hinterhauptsmorphologie des Homo erectus betrifft, kommt Demes nun zu dem Schluß, daß eine Verstärkung im Hinterhauptsbereich aus mechanischen Gründen nicht nötig sei, da keine Spannungs-

spitzen im Bereich des Torus auftreten. Ihrer jetzigen Ansicht nach entsteht der Torus occipitalis deshalb, um eine Verlängerung des postkondylären Hebelarms zu erreichen. Dieses Argument wurde aber widerlegt (Hublin, 1978).

Die Beweisführung von Demes bezieht sich nur auf den engen Bereich der Basis und die dort üblicherweise auftretenden Kräfte (Schwerkraft, Muskelkraft, Reaktionskraft an den Kondylen), nicht aber auf die Gesamtkonstruktion des Schädels. Der Gesamtbau des Schädels muß aber in einem gewissen Bereich auf alle angreifenden Kräfte angepaßt sein, so z. B. auch auf Gewalteinwirkungen von außen. Da diese aus verschiedenen Richtungen kommen können, gewinnt die unterschiedliche Schädelform an Bedeutung. Demes gibt in ihrer Versuchsanordnung die Abknickung des Hinterhauptes bei Homo erectus nicht korrekt wider.

Der Torus occipitalis, der sich über und hinter der anheftenden Muskulatur vorwölbt, hängt aber auch - wie bezüglich des M. semispinalis capitis ausführlich diskutiert - mit der Ableitung der durch die in entgegengesetzter Richtung wirkenden Muskulatur entstehenden Kräfte zusammen.

Die Argumentation von Demes bezieht sich auf Modelle mit gleicher Wanddicke. Die von ihr gemessenen Spannungen drücken indirekt auch Kräfte aus, die in diesem System wirken. Auf den menschlichen Schädel mit unterschiedlich dickem Bau der Schädelwand - und damit nicht mehr gegebenen Spannungs- und Kräftevergleich - läßt sich diese Betrachtungsweise nur ganz allgemein anwenden. Sie sagt nichts über den tatsächlichen Kräfteverlauf im Schädel aus.

4.5. Der Processus mastoideus

4.5.1. Einführung

Der Besitz eines "freien" Processus mastoideus galt längere Zeit als ein für den rezenten Menschen charakteristisches Merkmal. Groth (1937), Ashton & Zuckerman (1952a) und A. H. Schultz (1952) zeigten schließlich, daß der Mastoidfortsatz bei den Anthropoiden eine gar nicht so seltene Bildung ist. Allerdings unterscheiden sich die Warzenfortsätze von Anthropoiden und Menschen doch nicht unerheblich voneinander. Das betrifft weniger ihre Massivität, um die es bei der Auseinandersetzung über Existenz bzw. Nichtexistenz primär ging, sondern vielmehr ihre Form, Lage und Orientierung auf dem Os temporale.

Mit den heute schon recht zahlreichen fossilen Funden aus dem Bereich der menschlichen Stammesgeschichte zeigt sich nun auch eine beträchtliche Vielfalt der Formen der Mastoidfortsätze in diesem Bereich. Hier soll nun der Versuch unternommen werden, die Bedeutung der unterschiedlichen Formen zu ergründen und sie besonders für die Species Homo erectus in funktionellem Zusammenhang neu zu beleuchten (Abb. 2oa-m).

4.5.2. Der Processus mastoideus und die an ihm anheftende Muskulatur bei Pongiden und dem rezenten Menschen

"The mastoid process is defined as a downward mamillary projection of the mastoid portion of the temporal bone behind the external acoustic meatus. To the medial side of its base is a deep groove, the digastric fossa (mastoid notch), for the origin of the posterior belly of the digastric muscle, and medial

to that is a distinct groove for the occipital artery. The free medial surface of the process is usually flatter than the lateral surface, which gives insertion to the sternocleidomastoid, splenius capitis and longissimus capitis muscles" (Ashton & Zuckerman, 1952a, S. 145).

Weidenreich gibt folgende vergleichende Beschreibung:
"In modern man the mastoid portion (of the temporal bone) consists of two parts, a larger and more protuberant anterior one, represented by the mastoid process, and a smaller, flatter, posterior one which has a squama-like character, similar to the squamae temporalis and occipitalis. Concerning their topographical relation to the squamous and petrous portions both parts lie to the rear of the latter but the protuberant one generally below the squamous portion if the supramastoid crest is taken as level. In anthropoids there is only one undivided mastoid portion situated behind the squamous portion, in orang-utang and gorilla even high above the level of the supramastoid crest. There still is another difference between man an anthropoids. In the former the protuberant part can be subdivided into two portions, an upper and lower one. The lower one, the mammillary process, projects freely downward while the upper one merely represents its base and extends upward to the supramastoid crest. In anthropoids, a free process is lacking; instead the entire portion bulges laterally and carries on its surface a broad-rooted ridge which continues posteriorly into the nuchal crest" (Weidenreich, 1943, S. 62).

Der Ansicht Weidenreichs, daß den Anthropoiden ein echter freier Processus fehle, haben Groth (1937), Ashton & Zuckerman (1952a) und A. H. Schultz (1952) widersprochen. Sie konnten zeigen,

daß auch die Anthropoiden einen freien Processus entwickeln, der aber bei den einzelnen Species in unterschiedlicher Häufigkeit vorkommt. Beim Gorilla und Pongo zeige er sich häufiger als beim Pan. Er besitze zudem eine außerordentliche Variabilität. Seine Ausprägung sei u. a. abhängig von Geschlecht und Alter der Individuen und könne, besonders bei Gorilla und Pongo, die Größe des Mastoids beim rezenten Menschen übertreffen. Groth und A. H. Schultz weisen beide auf die ontogenetisch späte Entwicklung des Processus bei Anthropoiden hin, die im Gegensatz zum frühen Auftreten beim rezenten Menschen stehe, wo er sich teilweise schon beim einjährigen Kind zeige.

Nach Forster (in Groth, 1937) ist die Existenz eines Processus mastoideus keineswegs auf Anthropoiden und Menschen beschränkt, sondern finde sich in sehr wechselnder Ausbildung auch bei anderen Primaten. Während aber ein freier Warzenfortsatz bei den Anthropoiden eine in unterschiedlicher Häufigkeit innerhalb der einzelnen Species auftretende Bildung darstellt, ist er beim Menschen zum "ausnahmslosen Besitztum" (A. H. Schultz) geworden. Zudem stellen Ashton & Zuckerman fest, daß auch die von ihnen untersuchten Australopithecinen (Plesianthropus, Paranthropus u. a. m.) eine den Anthropoiden ähnliche Variation in Form und Vorwölbung zeigen: "In our view this region of the skull, in the specimens we have seen, cannot be differentiated from that of the living African apes by any obvious characteristic" (Ashton & Zuckerman, 1952a, S. 15o).

Auch Groth (1937) kommt in seiner sehr ausführlichen Untersuchung zu dem Schluß, daß der Processus mastoideus in allen seinen Details - trotz interspezifischer, individueller und geschlecht-

licher Differenzen - beim Australopithecus als gleiche Bildung wie bei den Anthropoiden anzusprechen sei. Die zum Teil erheblichen Differenzen zwischen den Gattungen führt er auf Veränderungen zurück, die mit dem aufrechten Gang in Zusammenhang stehen. Dabei weist er auf die bei Anthropoiden und Homo konsistente Ausbildung einer Leiste hin, die von den Seiten her ihren Ausgang nehme und sich bei den Anthropoiden (bes. bei Gorilla und Pongo) später als Kamm weiter nach hinten erstrecken könne. Diese Kammbildung bei Anthropoiden sei dabei immer auch gleichzeitig in Verbindung mit der Ausdehnung der Linea temporalis zu sehen.

Anthropoiden und Menschen unterscheiden sich nach Ansicht von Groth bezüglich des Processus mastoideus vor allem darin, daß die Leistenbildung bei den Anthropoiden vorn und kaudal erfolge, beim Menschen hingegen die laterale Fläche des Mastoids eine zapfenförmige Erweiterung erfahre, die im Vergleich zu den Anthropoiden im allgemeinen länger und auch weiter nach vorn gerückt sei. Auch in der Stellung des Processus mastoideus zur queren Kondylenachse unterscheide sich der Mensch von den Anthropoiden insoweit, als bei ihm diese im Bereich der Fossa supramastoidea (Sulcus supramastoideus) und vor der Warzenfortsatzspitze gelegen sei. Bei den Anthropoiden gehe die quere Kondylenachse durch den dorsalen Teil des Warzenfortsatzes, wobei dieser oberhalb der Achse liege. Eine strikte Regelmäßigkeit dieser Verhältnisse gebe es aber nicht. Groth zeigt weiterhin, wie später auch Sakka (1972), daß beim rezenten Mens chen und den Anthropoiden die Ansatzverhältnisse der Muskulatur auf dem Processus mastoideus bzw. der Seitenpartie

des Schädels auch bei nicht vorliegendem freien Processus grundsätzlich die gleichen sind.

Der Warzenfortsatz wird nach Groth vor allem vom Ansatzfeld des M. splenius capitis eingenommen, dessen Fasern schräg nach dorsal kaudal verlaufen, der für die Bildung einer Crista mastoidea wie auch für die Entstehung des Warzenfortsatzes primär verantwortlich sei, was übrigens auch die Richtung der auf der Crista mastoidea verlaufenden Knochenbälkchen zeige. Der M. sternocleidomastoideus, dessen eigentliche Anheftung über dem Kamm auf dem Schuppenteil liege, dehne sich erst später auf die Crista mastoidea aus. Der M. longissimus capitis bleibt in Groth's Untersuchung ausgespart.

Die Tatsache, daß die Muskulatur nicht allein für die Entstehung des jeweiligen individuellen Warzenfortsatzes verantwortlich zu machen ist, wird zumindest für den rezenten Menschen angenommen und ist auch in der Literatur eingehender diskutiert worden. Hier soll nur kurz auf den Einfluß der Pneumatisation und Vererbung, sowie auf pathologische Momente kurz hingewiesen werden. Sie können modifizierend besonders auf die jeweilige Stärke des Mastoids einwirken (Grahe, 1928; Groth, 1938; Mündnich-Prag, 1937; Schwarz, 1937).

Ein wichtiger Aspekt, worin sich Anthropoiden und rezente Menschen unterscheiden, wird von Groth (1937) nicht erwähnt. Es ist dies die stark transversal gerichtete Stellung der Muskelmarken bei Anthropoiden im Gegensatz zu der mehr sagittalkaudalen beim Menschen. Im Folgenden soll dieser Unterschied im Zentrum der Betrachtung stehen.

4.5.3. Der Processus mastoideus bei den javanischen und chinesischen Vertretern des Homo erectus

Eine Beschreibung der Gestalt des Processus mastoideus wurde im vorangegangenen Kapitel unter den lateralen Torusdifferenzierungen schon gegeben. Hier sollen nun Gemeinsamkeiten und Unterschiede zwischen den Exemplaren und Gruppen herausgearbeitet und der Versuch unternommen werden, ihren Stellenwert für eine phylogenetische Interpretation zu erfassen.

Wie bereits erwähnt, ist die Ähnlichkeit der Mastoidfortsätze bei PITHECANTHROPUS II (Sangiran 2) und PITHECANTHROPUS VII (Sangiran 12) frappierend. Bei beiden schmiegt sich der Mastoidfortsatz als wenig breiter, kaum erhabener Wulst der Basis an, er ist stark einwärts gerichtet und seine Verlaufsrichtung entspricht annähernd der transversalen Achse. Beide Exemplare unterscheiden sich nur durch geringe Differenzen in seiner Massivität, die wohl ein sehr schwacher Ausdruck des sexuellen Dimorphismus dieser Exemplare ist.

Form und Orientierung der Incisura mastoidea sind abhängig von der Orientierung des Processus mastoideus. Durch die stark transversale Lage des Warzenfortsatzes stellt sich auch die Incisura mastoidea in ihrem vorderen Abschnitt mehr transversal ein. Wie beim rezenten Menschen ist aber der Ursprung des Venter posterior m. digastrici in den hinteren Teil der Incisura und auf der hiervon medial liegenden Crista anzusetzen.

Bei PITHECANTHROPUS VII - der ein deutliches Muskelrelief besitzt - zeigt die Incisura mastoidea im lateralen Teil eine Y-artige Gabelung, in deren hinterem Abschnitt (einschließlich

seiner lateralen Begrenzungen) der M. digastricus seinen Ursprung genommen haben dürfte. Bei PITHECANTHROPUS II ist diese Region als eine breite, flache Vertiefung in dorsoventraler Richtung ausgebildet.

PITHECANTHROPUS VI (Sangiran 1o), bei dem nur der laterale Teil des Processus mastoideus noch erhalten ist, zeigt ähnliche Verhältnisse wie PITHECANTHROPUS II und PITHECANTHROPUS VII. Der Mastoidfortsatz ist mäßig breit, wenig erhaben und im lateralen Abschnitt bereits stark nach medial orientiert. Kleine Rauhigkeiten zeigen den Ansatz der Muskulatur an. Der Mastoidfortsatz ist etwas kräftiger entwickelt als bei PITHECANTHROPUS II und gut pneumatisiert, wie es Weidenreich (1943) auch für die Exemplare aus Chou-kou-tien beschrieben hat.

Sangiran 14 besitzt einen kleinen Processus mastoideus, der nach Jacob (1972b) dem des Exemplars PITHECANTHROPUS VI sehr ähnlich sein soll.

PITHECANTHROPUS IV zeigt einen im Vergleich zu PITHECANTHROPUS II, PITHECANTHROPUS VI und VII außergewöhnlich kräftigen und - was besonders hervorzuheben ist - darüberhinaus freien nach ventral, medial und kaudal gerichteten Fortsatz. In seinem Herausragen aus der Mastoidregion, nicht aber in seiner Orientierung, ähnelt er durchaus kräftigen Exemplaren des Homo sapiens. Der Processus mastoideus bei PITHECANTHROPUS IV ist weniger transversal orientiert als bei PITHECANTHROPUS II und VII. Die Incisura mastoidea weist etwa zum Vorderrand des Foramen occipitale magnum. Sie ist als echte, im lateralen Teil wenig breite Incisur ausgebildet, und steht damit im Gegensatz zu den übrigen Exemplaren.

Allerdings ist bei PITHECANTHROPUS IV zu berücksichtigen, daß die mit der Kondylenhypoplasie in Zusammenhang stehenden pathologischen Veränderungen auch geringen Einfluß auf die Ausbildung des Processus mastoideus genommen haben könnten, die aber Größe und Stellung, wenn überhaupt, nur leicht modifizierten.

Modjokerto (Perning 1) besitzt einen schwachen, deutlich einwärts orientierten Processus mastoideus. Aufgrund seines geringen Alters läßt sich das Exemplar in diesem und auch in anderen Aspekten nicht für Vergleiche verwenden.

PITHECANTHROPUS IV zeigt Charakteristika, in denen er sich deutlich von den übrigen, zeitlich jüngeren Funden des Homo erectus von Java abhebt. Dies einmal in seiner Orientierung, vor allem aber in der Entwicklung eines ausgeprägt "freien" Processus. Das Exemplar läßt darin große Ähnlichkeit zu frühen afrikanischen Exemplaren derselben Species erkennen (KNM-ER 3733, KNM-ER 3883, OH 9), worauf noch später eingegangen wird.

Weidenreich (1943) beginnt seinen Beitrag zur Mastoid-Region bei SINANTHROPUS mit einer Beschreibung rezentmenschlicher Verhältnisse. Die Variabilität des freien Processus mammillaris sei beträchtlich beim rezenten Menschen. In seinem Verlauf sei der Processus fast senkrecht nach unten gerichtet. SINANTHROPUS zeige generell menschliche Verhältnisse. "In SINANTHROPUS the protuberant part appears as an outward bulge of the cranial surface while the projecting mamillary process bends distinctly inwards". Später fährt er fort: "In the juvenile SINANTHROPUS Skull III (...) the free portion of the process was small and the

same ist true of Skull XI (...). But in all other cases, Skull V (...), Skull X (...), Skull VII (...) the process was large. How far it projected is difficult to judge because of its particular orientation to the cranial wall ..." (Weidenreich, 1943, S. 62). Weidenreich nimmt an, daß es ein "fairly far projecting process" war, nicht wesentlich kleiner als beim rezenten Menschen.

Die Incisura mastoidea zeige bei SINANTHROPUS die gleiche Variabilität wie beim rezenten Menschen; sie könne schmal oder weit ausgebildet sein. Weidenreich sieht keine grundsätzlichen Differenzen bezüglich der Incisura mastoidea zwischen SINANTHROPUS und dem rezenten Menschen. Die schmale Form fände sich beim letztgenannten lediglich etwas häufiger. Aber "... a greater divergence exist in the appearence of the structure lying between tympanic plate, mammillary process and occipital bone, differences which are apparently a consequence of the reduction and altered orientation of tympanic plate and pyramid, (...). In modern man the foramen stylomastoideum is situated at the bottom of the funnel-like pit from which the digastric fossa ascends directly opposite to the styloid process. Styloid process, foramen stylomastoideum and fossa are arranged within a straight line running obliqualy from front medially to back laterally. In SINANTHROPUS the foramen processus styloidei which takes the place of the absent process, and the digastric fossa are also arranged within a straight line but the foramen stylomastoidei lies outside it" (Weidenreich, 1943, S. 63)

Mit der stark einwärts gebogenen Form des Processus mastoideus geht eine mehr transversale Orientierung der Incisura mastoidea einher, auf die Weidenreich aufmerksam gemacht hat. Auch bei SINANTHROPUS findet sich bei einigen Exemplaren die schon beschriebene Y-förmige Incisura mastoidea. Diesbezüglich beurteilt Weidenreich die Verhältnisse bei PITHECANTHROPUS im Vergleich zu SINANTHROPUS als primitiver.

4.5.4. Vergleich der geographischen Varianten des Homo erectus

PITHECANTHROPUS IV zeichnet sich gegenüber PITHECANTHROPUS II, VI und VII durch eine stärkere Betonung der lateralen Basis des Mastoids und besonders durch die außergewöhnlich starke Entwicklung des Processus mammillaris aus. Der Processus mammillaris der Exemplare aus den frühen Trinilschichten ist im Vergleich zu allen anderen bisher bekannten frühen Vertretern der Species Homo erectus durch eine stark transversale Orientierung des Processus mastoideus bei außerordentlich schwach entwickeltem "freien" Processus charakteristiert.

Die Exemplare des SINANTHROPUS zeigen einen gut bis kräftig ausgebildeten Processus mammillaris. Die Konstruktion des Mastoids läßt bei einigen Individuen (Exemplar XI) einen recht "archaischen", an PITHECANTHROPUS erinnernden, bei anderen wiederum einen recht modernen Charakter bei deutlicher Verbreiterung der lateralen Basis erkennen, allerdings bei noch gleichzeitig starker Einwärtsorientierung des freien Processus.

PITHECANTHROPUS IV macht mit seinem mächtig entwickelten freien Processus einen außerordentlich modernen Eindruck und weicht darin von allen bisher bekannten ihm zeitlich unmittelbar folgenden Vertretern des Homo erectus in Java ab. Er steht darin aber gleichzeitig den frühen Exemplaren des afrikanischen Homo erectus von East Rudolf nahe. In seiner besonders starken Einwärtswendung erinnert er, wie viele andere Exemplare dieser Species, an anthropoide Verhältnisse. Bei einem Vergleich der javanischen und chinesischen Exemplare miteinander zeigen die Individuen aus den frühen Trinilschichten Javas einen sehr "eigenwilligen" Bau des Processus mastoideus.

Die afrikanischen Exemplare zeigen in einigen Details eine eigenständige Entwicklung. KNM-ER 3733 und OH 9 besitzen trotz der zeitlichen Differenz, die sie trennt, eine ähnliche Konstruktion des Processus mastoideus, die sie von den fernöstlichen Exemplaren und auch von Homo habilis unterscheidet. Für beide ist eine Abflachung der hinteren Partie des Warzenfortsatzes charakteristisch. Die Abwinklung des Mastoids gegenüber dem vorderen lateralen Teil des Processus mastoideus deutet auf eine besondere Entwicklung des M. splenius capitis hin, der vor allem bei OH 9 eine mächtige Crista mastoidea hervorruft. Die insgesamt weite Ausladung der lateralen Teile des Mastoidfortsatzes bei OH 9 hängt wohl mit der Bedeutung dieses Muskels bei vermutlich ungünstigen Hebelarmverhältnissen zusammen.

KNM-ER 3733 unterscheidet sich von OH 9 vor allem darin, daß es einen weit grazileren Processus als dieser besitzt, und

daß der Processus im Gegensatz zu OH 9 weit mehr in kaudaler als in medialer Richtung entwickelt ist. Das Exemplar lehnt sich darin eng an KNM-ER 3883 an, die beide überdies eine klare Crista mastoidea zeigen.

Im allgemeinen Bau und in der Orientierung des Processus mastoideus, weniger hingegen in seinen Details und in der Orientierung der Incisura mastoidea, zeigen beide Exemplare von East Rudolf große Ähnlichkeit zu PITHECANTHROPUS IV.

4.5.5. Zusammenfassender Vergleich

Für die Pongiden ist eine besonders starke seitliche Ausladung der Pars mastoidea charakteristisch. Dies zeigt sich bei Gorilla, Pongo und Pan, ganz gleich, ob die Individuen nun einen Nackenkamm entwickeln oder nicht. Groth (1937) hat die enorme Entwicklung dieser Schädelpartie mit der kräftigen Ausprägung des M. temporalis in Beziehung gebracht, Zusammenhänge, die sich auch in der heutigen Literatur immer wieder finden. Es kann aber nicht davon abgesehen werden, daß auch die in diesem Teil kaudal anheftende Hals- und Nackenmuskulatur die gegebene Schädelbreite als Insertionsfläche voll ausnutzt. Der weitere Verlauf der Nackenmuskeln nach vorn zu ist deutlich nach medial kaudal hin gerichtet.

Der wesentlichste Konstruktionsunterschied des Processus mastoideus bei Anthropoiden und rezentem Menschen dürfte darin bestehen, daß beim letztgenannten der vordere Teil der Insertionsfläche nach lateral "ausgeklappt" erscheint und in Bezug auf die Ohröffnung eine stärkere Verlagerung nach kaudal erfahren hat.

In der Species Homo erectus ist folgende Entwicklung zu beobachten: Die ältesten Exemplare (KNM-ER 3733 und KNM-ER 3883) zeigen einen kräftigen, weit mehr nach kaudal als medial vorstoßenden Processus mastoideus. In der Orientierung, nicht in der Größe des Processus, lehnen sich diese Exemplare an den Homo habilis und an die "grazilen" Australopithecinen an. Die zeitlich folgenden Funde (PITHECANTHROPUS IV und OH 9) zeigen "Übergangscharakter". Sie besitzen einen kräftigen freien Processus mastoideus, der aber schon deutlich nach medial gerichtet ist. PITHECANTHROPUS IV lehnt sich dabei in seiner Gesamtkonstruktion noch stärker an die Exemplare von East Rudolf an als OH 9.

Die Exemplare aus den älteren Trinilschichten zeigen demgegenüber eine recht eigenwillige Konstruktion, nämlich einen wulstartigen, relativ flachen Processus mastoideus, der eine ausgeprägte transversale Orientierung besitzt.

Die Exemplare von Chou-kau-tien zeigen einen kräftigen Processus mastoideus mit einem deutlich freien Processus mammillaris, der teils noch von wulstartiger Gestalt und transversale Orientierung besitzt (Exemplar XI), teils eine Verbreiterung der lateralen Basis, ein annäherndes Dreieck in Aufsicht vorweist, und durch einen deutlich freien Processus charakterisiert ist.

4.5.6. Funktion der am Processus mastoideus anheftenden Muskulatur beim rezenten Menschen

Der Musculus longissimus capitis streckt bei beidseitiger Kontraktion - zusammen mit seinen weiter kaudal gelegenen Teilen - Rücken und Kopf. Einseitig kontrahiert neigt er den Rumpf seit-

wärts und dreht das Gesicht zur gleichen Seite. Die Hebelarme für die Seitwärtsneigung sollen dabei besonders günstig liegen. Der Musculus splenius capitis dreht bei beidseitiger Kontraktion den Kopf und Hals nach hinten. Bei einseitiger Wirkung dreht er den Kopf bzw. Hals zur selben Seite. Er ist darin Antagonist des M. sternocleidomastoideus, der den Kopf zur entgegengesetzten Seite dreht.

Die Wirkungsweise des Musculus sternocleidomastoideus ist schwerer zu fassen, und es zeigen sich bezüglich seiner Funktion in sagittaler Richtung Meinungsverschiedenheiten zwischen einigen Autoren. Sein Beitrag zur Drehung und Neigung des Kopfes bei einseitiger Kontraktion ist wenig umstritten. Er neigt den Kopf zur gleichen und dreht das Gesicht zur entgegengesetzten Seite, wobei der sternale Kopf hauptsächlich dreht, der claviculäre Kopf hauptsächlich neigt. Auf seine weiteren Nebenfunktionen soll hier nicht eingegangen werden. Als dessen Hauptfunktion in sagittaler Richtung gibt Waldeyer (1975) - hier stellvertretend für zahlreiche andere Autoren - an, daß er das Hinterhaupt kaudalwärts zieht, das Kinn hebt und den erhobenen Kopf mit der Wirbelsäule ventralwärts führt.

Knese (1948) gibt eine ausführlichere Beschreibung zur Hauptfunktion des Muskels in sagittaler Richtung. Bei Fixierung der übrigen Halswirbelsäule wirke der M. sternocleidomastoideus dorsalflektierend, bei freigegebener Halswirbelsäule werde der Muskel den Kopf vorwärts ziehen, nach ventral verlagern. Er wirke dabei auf die Halswirbelsäule ventralflektierend und dorsalflektierend auf das Kopfgelenk. Bezüglich der Dorsal-

flexion seien der M. sternocleidomastoideus und M. splenius capitis Synergisten, bezüglich der Lateralflexion Antagonisten. Die in der älteren Literatur häufig angegebene Funktion als "Kopfnicker" findet sich in neueren Ausgaben nicht mehr.

Die umfassendste Darstellung der Funktionen dieses Muskels und ihrer Bedeutung liefert Thomsen (1933/34). Für ihn besitzen die M. sternocleidomastoidei, wenn überhaupt, nur eine wenig ins Gewicht fallende streckende oder beugende Komponente. Thomsen meint, daß sie bezüglich der Bewegungen des Kopfes in der Sagittalebene am sinnvollsten als neutral anzusehen seien. Ihre Hauptaufgabe bestände darin, eine Retroversion des Systems "Kopf und Hals" zu verhindern. Er betrachtet sie als Antagonisten der weitaus kräftigeren Nackenmuskulatur, nicht in deren Eigenschaft als Überstrecker des Kopfes, sondern um deren retrovertierende Komponente abzufangen. In diesem Sinn sind sie für ihn Kopfhalter.

"Für die Kopfbewegungen liegt die Bedeutung der Anheftung der St. cl. m. offenbar darin, daß durch sie erst ermöglicht ist, daß bei jeder aus anderen Gründen notwendigen Anspannung der St. cl. m. die Beuge- und Streckbewegung frei bleibt. Wir sahen, daß die Hauptfunktion der St. cl. m. in der Sagittalebene darin besteht, den nach dorsal gerichteten Zug der Nackenmuskulatur oder der Schwerkraft aufzuheben, sozusagen das Umfallen des ganzen Systems (Kopf und Halswirbelsäule) zu verhindern. Wäre den St. cl. m. eine wesentliche streckende Komponente eigen, so müßte diese durch die außerordentlich schwache ventrale Halsmuskulatur aufgehoben werden. Ja, man könnte sagen, daß man

die Natur bei einer unsinnigen Konstruktion ertappt hätte, denn es wäre in der Tat sinnlos, eine bereits um das Vielfache stärkere Muskelgruppe, die Nackenmuskulatur, in ihrer den Kopf überstreckenden Wirkung einer für ihre statischen Funktionen bereits außerordentlich schwachen Muskelgruppe, der ventralen Halsmuskulatur, noch zu unterstützen. So scheint auch auf Grund dieser Überlegung die Neutralität der St. cl. m. die einzig mögliche Annahme zu sein" (Thomsen, 1933/34, S. 35).

Thomsen begründet seine Ansicht damit, daß die beim rezenten Menschen annähernd vorhandene labile Gleichgewichtslage bei gleichzeitig starkem Überwiegen der streckenden Nackenmuskulatur und die im Vergleich dazu schwachen beugenden Momente (Schwerkraft, Muskulatur) eine solche Haltevorrichtung notwendig macht. Beweise für seine Ansicht sieht er in dem schnellen "Anspringen" beider Muskeln bei starken gleichsinnigen und gegensinnigen Bewegungen des Kopfes und des Rumpfes (wenn dem Gleichgewicht in aufrechter Haltung Gefahr droht), und auch unter anderem darin, daß die von anderen geforderte retrovertierende Komponente des Muskels in allen Raumorientierungen des Körpers (z. B. bei Ventralbeugung des Rumpfes) nicht sofort, sondern erst nahe der Endeinstellung zur Wirkung kommt bzw. wenn der Bewegung Druck entgegengesetzt wird.

Als Beispiel für die Haltefunktion nennt er unter zahlreichen anderen Aufgaben die Feststellung des Kopfes durch die beiden Muskeln bei zunehmender Rückwärtsneigung des Rumpfes und - umgekehrt - bei Erhebung des Körpers aus der Horizontallage.

Eine Unterstützung der von Thomsen vertretenen Ansicht ergibt sich auch bei der Betrachtung der Lageverhältnisse von Muskel und entsprechender Drehachse. Die vorderen Teile des Muskels liegen zu nahe an der transversalen Drehachse, als daß sie bedeutenden Einfluß auf die Ventral- und Dorsalflexion haben könnten. Wie Thomsen selbst ausführt, bewegt sich die Warzenfortsatzspitze, die unter der Drehachse liegt, bei Drehung nach ventral und nähert sich dabei rasch der Verbindungslinie zwischen Drehachse und dem unteren Ansatzpunkt des M. sternocleidomastoideus. Thomsen führt dazu folgendes aus: "Sein Drehmoment ist dabei gleich Null. Bei höheren Graden der Streckung überschreitet sie diese Verbindungslinie sogar, und es ist klar, daß die streckende Funktion sich in eine beugende umwandeln muß" (Thomsen, 1933/34, S. 22). Die Rückführung des Kopfes in eine horizontale Position aus dorsalflektierter Stellung heraus, die Krantz (1963) als dritte Hauptfunktion des Muskels nennt und als Erklärung für die Entstehung eines freien, nach vorn abwärts gerichteten Processus mastoideus anführt, dürfte somit nicht die Bedeutung haben, die ihr von Krantz zugeschrieben wird.

Die von Groth (1937) aufgezeigte ausgeprägte Variabilität zwischen Kondylenachsenlage und Lage sowie Länge der Mastoidfortsätze relativieren darüberhinaus die Bedeutung der Krantz'schen Interpretation. Bei Thomsen (1933/34) findet sich außerdem auch ein Hinweis auf unterschiedliche Neigungswinkel und andere Variationen der Schädelbasis, welche die von Krantz in einem Modell dargestellten und von Campbell (1979) übernommene Beziehung zwischen Warzenfortsatz, Lage der transversalen Bewegungsachse und Ansatz der M. sternocleidomastoidei zum Teil erheb-

lichen Modifikationen unterwerfen würde.

Der von Thomsen beschriebenen primären Bedeutung der Haltefunktion dieser Muskeln käme die besondere Lage der Halswirbelsäule (mit ihrer Lordose bei aufrechter Körperhaltung), vor allem aber die Stellung des 1. Halswirbels, der nach hinten geneigt ist, entgegen.

4.5.7. Die Bedeutung der Orientierung des Warzenfortsatzes bei den Pongiden und dem rezenten Menschen

Für die Klärung der Entstehung eines Warzenfortsatzes - wie er sich beim rezenten Menschen findet - dürften verschiedene Funktionen der an ihm ansetzenden Muskulatur von Bedeutung sein, wie die Rotation, Lateralflexion und Fixierung des Kopfes. Hier soll besonders auf den Aspekt der Fixierung eingegangen werden.

Bei den Pongiden ist die Mastoidregion aufgetrieben und deutlich nach lateral gewölbt. Groth (1937) sah diese laterale Expansion im Zusammenhang mit der Entwicklung der Linea temporalis, d.h. mit der enormen Entfaltung des M. temporalis. Aber auch die lateral gelegene Nacken- bzw. Halsmuskulatur nimmt von dem beschriebenen lateralen Expansionfeld des Knochens Besitz bzw. bedarf dieser Erweiterung zur Aufrechterhaltung ihrer Aufgabe. Die Verlagerung der Muskelansätze nach außen vergrößert nämlich den Hebelarm nicht unbeträchtlich, wodurch auch die Effizienz der Muskeln beim Drehen erheblich zunimmt.

Betrachtet man bei den Pongiden die Lage der Mastoidregion in Bezug auf den Gesamtschädel, so liegt diese weit hinten. Dies hat zur Folge, daß die Lage des Schwerpunktes und des Unter-

stützungspunktes (Hinterhauptskondylen) bei gleichzeitig stark prognathem Gesichtsschädel weit voneinander getrennt sind und der Schwerpunkt weit vor der Unterstützungfläche zu liegen kommt. Die Last des Kopfes muß entgegen der wirkenden Schwerkraft nicht nur bei aufrechter Haltung - worauf sich die Beschreibungen der Verhältnisse fast immer reduzieren - sondern auch bei der Drehung und Neigung des Kopfes in seinen verschiedensten Positionen zum übrigen Körper bewegt werden.

Im Vergleich zu den menschlichen, fast ausbalancierten, Verhältnissen liegen bei den Pongiden weit ungünstigere Momente vor, die durch stärkere Muskulatur und Vergrößerung des Hebelarms ausgeglichen werden. Die Teile der übrigen Nackenmuskulatur, die eine drehende Wirkung aufweisen, wie der M. semispinalis capitis, M. trapezius und Teile der kurzen Nackenmuskulatur, besitzen aber im Vergleich zum M. sternocleidomastoideus und M. splenius für die Rotation weit ungünstigere Momente. Für die Rotation aber sind der M. sternocleidomastoideus und M. splenius bei gegebener großer Distanz zwischen Schwerpunkt und Unterstützungspunkt und bei relativ großem Gesichtsschädel im Vergleich zum Hirnschädel von besonderer funktioneller Bedeutung.

Mit dem Erwerb des aufrechten Ganges und der relativ freien Beweglichkeit des Kopfes auf der Wirbelsäule ist beim rezenten Menschen eine besondere Problematik verknüpft. Beim Menschen ruht der Kopf bei aufrechter Haltung über der Schulter, während er bei den Pongiden noch teilweise "aufgehängt" ist. Durch das nahe Beieinanderliegen von Schwerpunkt und Unterstüzungspunkt ist in der genannten Haltung nur wenig Muskelkraft nötig, um

den Kopf im Gleichgewicht zu halten; dieses Gleichgewicht ist aber ständig in Gefahr. Die Beweglichkeit der Halswirbelsäule darf nicht zu groß sein. Sie bringt sonst das ohnehin labile System in Gefahr oder sie würde eine zusätzliche Sicherung notwendig werden lassen.

Der unterschiedliche Bau der Einheit "Kopf und Hals" haben bei den Pongiden und beim rezenten Menschen zu voneinander abweichenden Lösungen des Problems der Fixierung und Führung des Kopfes geführt. Es soll im folgenden versucht werden, einige Differenzen näher herauszuarbeiten und zu erklären.

Bei den Pongiden ist die Halswirbelsäule nach hinten und unten gerichtet. Der M. sternocleidomastoideus und M. splenius capitis übernehmen die Fixierung des Kopfes auf der Halswirbelsäule, wie aus ihrer Lage zu den Hinterhaupskondylen hervorgeht: die Condyli liegen mit ihrer transversalen Achse im allgemeinen hinter dem vordersten Ansatzpunkt des M. splenius capitis. Der nach vorne und besonders deutlich nach innen gerichtete Splenius-ansatz optimiert die Fixierung durch seine den Fixierungsort von den Seiten her umgreifende Position. Der ebenfalls vor der Achse liegende M. sternocleidomastoideus sichert diese Verbindungstelle zusätzlich nach ventral. In aufrechter Körperhaltung unterstützt die Schwerkraft des stark prognathen Gesichtes mit dem weit vor der Unterstützungsfläche gelegenen Schwerpunkt des Schädels das System.

Diese besondere Sicherung durch den die Kondylen von der Seite her umgreifenden Muskelkegel wird bei "freier" Beweglichkeit des Körpers in allen Richtungen, zum Beispiel beim Hangeln und

freien Spiel in den Bäumen bei inverser Haltung, besonders wichtig. Dabei gewinnt die Lage des M. sternocleidomastoideus vor der transversalen Drehachse eine außerordentliche Bedeutung. Sie erlaubt es, den Kopf auch bei Verlagerung des Schwerpunktes hinter die Drehachse wieder nach ventral zu verlagern und die Muskelführung des Kopfes auch in dieser für das Gesamtsystem kritischen Situation noch sicherzustellen.

Hierbei ist interessant, daß die Pongiden je nach ihrem Bewegungsmodus (Beweglichkeit und Anpassung an das Baumleben) eine leicht veränderte Lagebeziehung zwischen Kondylenachse und Processus mastoideus zeigen. Bei Pan liegt die Achse allgemein hinter dem Processus, bei Gorilla, besonders beim männlichen Geschlecht, kann sie auch daneben oder davor liegen.

Beim rezenten Menschen ist ein starkes Auseinanderweichen von Crista supramstoidea und Crista mastoidea, die bei den Pongiden nahe beieinanderliegen und nach dorsal hin eine gemeinsame Leiste bilden, zu beobachten. Die Crista mastoidea ist im Vergleich zu den Pongiden deutlich nach kaudal gewandert, im Zusammenhang mit der Absenkung des Hinterhauptes und der Verlagerung des Foramen occipitale magnum nach vorn. Die mehr kaudale Lage der Ansatzfläche der lateralen Hals- und Nackenmuskulatur geht mit einer veränderten Position zu den Kondylen einher. Während bei den Pongiden die Kondylen und Kondylenachsen unterhalb der lateralen Muskelansätze liegen, befindet sich beim Menschen die Anheftungsfläche der genannten Muskeln annähernd lateral davon.

Die nach vorn und unten ausgezogene Gestalt des Warzenfortsatzes beim rezenten Menschen "erzählt" etwas über eine der Hauptfunktionen des an ihm in gleicher Richtung ansetzenden Muskels, der beim Menschen als der "Wächter des labilen Gleichgewichts" bezeichnet werden könnte. Sein sofortiges Anspringen, wenn das labile Gleichgewicht bedroht ist, beweist seinen häufigen Einsatz. Die Entstehung eines Processus und seine gegebene Verlaufsrichtung verschaffen dem Muskel eine Führung, die den vorderen Teil des Ansatzes des M. sternocleidomstoideus, d.h. das haltungssichernde Moment betont.

4.5.8. Zusammenfassende Betrachtung

Die Entstehung des Processus mastoideus ist besonders eng in Verbindung mit dem jeweiligen Fixierungsmodus und Bewegungsmodus zu sehen. Welche Faktoren dabei eine Rolle spielen können, soll anhand von Beispielen erläutert werden.

Bei den bewegungsaktiven Schimpansen umgreifen der M. sternocleidomastoideus und M. splenius capitis das Occipitalgelenk von der Seite her und fixieren es auf die Wirbelsäule. Die Lage des M. sternocleidomastoideus vor der transversalen Bewegungsachse erlaubt es auch bei ungünstiger Lage des Schwergewichtes, den Kopf wieder nach ventral zu nehmen und auf die Wirbelsäule zu fixieren.

Beim rezenten Menschen liegt der vordere Ansatz des M. sternocleidomastoideus annähernd lateral vom Condylus und im Bereich der transversalen Bewegungsachse. Die Hauptfunktion des Muskels besteht darin, die Haltung des Kopfes auf der Wirbelsäule zu sichern. Dies geschieht, indem der Condylus und der nach dorsal kranial gelagerte Atlas ineinander "verkeilt" werden. Die

Herausbildung eines kräftigen "freien" Processus, der in der Verlaufsrichtung des genannten Muskels liegt, erlaubt eine bessere und schnellere "Führung" des Schädels, d.h. der Kondylen in ihre Sicherungsposition.

Die im Rahmen der menschlichen Stammesgeschichte vorkommenden Mastoidformen sind ohne genauere Kenntnis der postkranialen Verhältnisse schwierig zu erklären. Die mächtige "Aufblähung" des Mastoidfortsatzes bei den "robusten" Australopithecinen (KNM-ER 406, OH 5) hatte wohl, gleich der postcondylären Verbreiterung des Schädels bei den Pongiden, die Funktion, eine Vergrößerung des Hebelarms für die Rotation des Schädels bei großem prognathem Gesicht und weit kranial und anterior liegender Schwerpunktslage zu erreichen. Ein "freier" Processus ist in der Gattung Australopithecus nur mäßig entwickelt. Seine Richtung, annähernd senkrecht nach kaudal, dürfte die Lage der Clavicula andeuten. Beim rezenten Menschen ist er entsprechend der vollkommen aufrechten Haltung deutlich nach vorn und unten gerichtet!

Die Fixierung des Schädels wurde in der Gattung Australopithecus durch die weit anteriore Lage des Schwerpunktes unterstützt. Wie später noch gezeigt werden wird, sind die Vertreter dieses Genus nicht an das Baumleben angepaßt.

Die frühen Exemplare des Homo erectus (KNM-ER 3733 und KNM-ER 3883) besitzen einen ausgesprochen kräftigen "freien" Processus mastoideus bei einem gleichzeitig noch stark verrundeten Gesamtschädel. Die Schwerpunktslage des Schädels ist im Vergleich zu derjenigen in der Gattung Australopithecus nach dorsal kranial verschoben. Außerdem zeigen sie eine weiterentwickelte auf-

rechte Körperhaltung. Die transversale Achsenlage kommt rezentmenschlichen Verhältnissen schon sehr nahe. Bei den ihnen zeitlich folgenden Exemplaren des Homo erectus kommt es mit zunehmender Verlängerung des Schädels anscheinend wieder zu einem Auseinanderweichen von Schwerpunkt und Unterstützungsfläche. Dies erschwert die Bewegungskoordination in bestimmten kritischen Lagebeziehungen von Kopf und Hals zueinander. Über die Lage der Kondylen zum Processus mastoideus in dieser Gruppe wissen wir wenig, weil den meisten Exemplaren die Kondylen fehlen. Der an anthropoide Verhältnisse erinnernde, an der Basis flach anliegende und stark transversal orientierte Processus mastoideus weist möglicherweise auf die in dieser Gruppe verbreitete Sicherungsfunktion des Schädels, nämlich auf das die Kondylen von lateral her umgreifende, stark fixierende Moment der Muskulatur bei einer mehr direkt nach unten sich anschließenden Halswirbelsäule hin.

4.6. Die Hinterhauptskondylen (Condyli occipitales)

4.6.1. Variabilität und Funktion der Condyli occipitales beim rezenten Menschen

Die Condyli occipitales zeigen beim rezenten Menschen eine beachtliche Variabilität (Abb. 21a). Diese betrifft, um nur einiges zu nennen, sowohl die Größe und Form der Gelenkflächen, ihre Wölbung, die Neigung der Gelenkflächen zur Horizontale, ihre Stellung zueinander als auch ihre Lage in Bezug auf das Foramen occipitale magnum. Eine ausführliche Beschreibung dazu findet sich u.a. bei Groth (1937), Misch (1905), Sergi (1909/1910) und Welcker (ohne Jahreszahlangabe).

Auf die mechanischen Aspekte der Kondylen bzw. des oberen Kopfgelenkes ist Knese (1948) sehr ausführlich eingegangen. Seine wichtigsten Beobachtungen sollen hier zusammengefaßt wiedergegeben werden.

Das obere Kopfgelenk ist nach Knese nicht auf einen einheitlichen geometrischen Körper rückführbar, sondern auf zwei verschiedene Eikörper, die den Kondylenwinkel miteinander bilden. Die Gestalt der Gelenkflächen schwankt zwischen zwei Extremen: auf der einen Seite flache, rundliche, gleichmäßig gekrümmte Kondylen mit annähernd gleichem Durchmesser in beiden Richtungen, auf der anderen Seite - und seltener - prismatische Kondylen mit scharfer transversaler Kante, deren kaum gekrümmte Flächen nach ventral und dorsal abfallen.

Die Hauptform stellen bohnenförmige Kondylen mit medial konkaver und lateral konvexer Gelenkfläche dar, die einen Gelenkachsen-

winkel von 55 - 6o ^{o} miteinander bilden, und deren ventrale Enden etwa 21 - 25 mm und deren laterale Enden etwa 3o,5 - 34 mm voneinander entfernt sind. Die Achse für die ventro-dorsale Krümmung des einzelnen Condylus verläuft deshalb nicht genau transversal, sondern von medial-dorsal-kaudal nach lateral-ventral-kranial. Die Kondylen haben keine gemeinsame Achse, sondern sie bilden morphologisch, nicht funktionell, einen ventralwärts offenen Winkel.

Die Kondylenhauptform (bohnenförmiger Condylus) zeigt eine ungleiche Krümmung; ventralwärts ist sie stärker, mit einem Radius von ca. 13 mm, dorsal ist sie schwächer, mit einem Radius von ca. 21 mm. Die mediale Partie der Kondylen liegt tiefer, sie steigen lateralwärts nach kranial auf. Die dorsoventrale Längenkrümmung der Atlaspfannen ist geringer als die der Kondylen.

Ventral sind die Kondylen oft deutlich "gestielt", dorsal hingegen flach. Eine Asymmetrie besteht überaus häufig, sowohl was die Seiten, Höhe und Form der Kondylen betrifft.

Zu den Bewegungen im oberen Kopfgelenk führt Knese folgendes an: Die Achse für die Sagittalflexion ist aufgrund des unterschiedlichen Radius der Gelenkflächen nicht als fließend zu denken. Sie liegt im Bereich der Fissura tympanomastoidea und umschreibt einen Weg von 1o mm von kaudal-dorsal nach kranial-frontal mit einer leicht dorsalen Konvexität (gekrümmte Evolutenfläche) und nähert sich bei Dorsalflexion einer transversalen Horizontalen durch den Schwerpunkt des Kopfes.

Die mechanische Begründung für die stärkere ventrale Kondylenkrümmung sieht Knese darin, daß der für die Ventralflexion zur Verfügung stehende Raum beengter ist (Pars basilaris mit aufgehängtem Pharynx) und somit ein Winkelweg mit kleinerem Radius einen größeren Längenweg des bewegten Hebels, des Gesichtes, ermöglicht. Bei der Dorsalflexion dagegen hätten statische Momente den Vorrang.

Die Sagittalflexion wird unabhängig von der geometrischen Gestalt der Kondylen durchgeführt. Die Gelenkpfannen des Atlas schaffen einen Ausgleich durch ihre auffallend ebene fronto-occipitale Krümmung. Dennoch vermutet Knese, daß in der Kondylengestalt auch die Bewegungsgröße ihren Ausdruck findet, obwohl die Differenz gering sei. Flache, gleichmäßig gekrümmte Kondylen erlaubten eine ausgiebigere Bewegung als prismatische oder geteilte Kondylen.

Eine Lateralflexion wird - trotz Zugehörigkeit der Kondylen zu zwei verschiedenen Eigelenkkörpern - durch ihre einheitliche ventro-laterale Krümmung ermöglicht. Die Lateralflexion ist (durch Neigung des Ringwulstes gegen die Horizontale) zwangsläufig mit einer Rotation gekoppelt ("Neigungskreiseln"), und zwar bei Lateralflexion nach links mit einer Rotation nach rechts. Am ausgiebigsten sei die Lateralflexion bei leichter Ventralflexion. In Dorsalflexion kommt es zur Bewegungshemmung. Die Achse für die Lateralflexion verläuft vom dorsalen Rand des Foramen occipitale magnum zur Glabellagegend und wandert nach der Gegenseite, während auf der Gegenseite der Condylus sich aus der Pfanne heraushebt, um bei Zwangsrotation zur Gegenseite zu schwanken.

Das obere Kopfgelenk bildet mit dem unteren ein funktionelles Ganzes. Das untere Kopfgelenk läßt weit ausgiebigere Bewegungen zu. Beide Kopfgelenke besitzen, zählt man beim oberen die Rotation mit, drei Freiheitsgrade der Bewegung, so daß dem Kopf als Träger der Hauptsinnesorgane bereits im oberen Teil der Halswirbelsäule ausgiebige Bewegungen ermöglicht werden.

Für die Kopfhaltung und -bewegung des Menschen ist damit die Verlagerung des Kopfgelenkes fast unter den Schwerpunkt (der in der Fossa intercruralis liegt, oder, auf die Schädeloberfläche projiziert, unmittelbar vor dem äußeren Gehörgang) entscheidend. Die Kopfhaltung kann größtenteils passiv gewährleistet werden. Die aufzuwendende Muskelkraft ist sehr gering, da das Lot aus dem Schwerpunkt den ventralen Rand der Kondylen trifft. Der Kopf befindet sich in labilem Gleichgewicht, da die Transversalachse unterhalb des Schwerpunktes liegt.

Dem nach ventral wirkenden Schub wirken die Stellung der Kondylen und des Atlas entgegen, der nach kranial-dorsal gerichtet ist. Weiterhin wirken in diesem Sinn die Bänder, die relative Stärke des Knorpelbelages, Stellung der Gelenkflächen zwischen Atlas und Axis und der übrigen Halswirbel.

Nach Knese ist nun die ökonomische und kinematische Bedeutung der Sagittalflexion höher zu bewerten als die der Lateralflexion: es ist das Festhalten des Blickpunktes in der Vertikalen. Die Tatsache, daß die Sagittalflexion beim Menschen bis zu 3 x geringer ist als bei den von Knese untersuchten Wirbeltieren, lege die Vermutung nahe, daß beim Menschen die statischen Funktionen gegenüber den rein kinematischen Aufgaben überwiegen:

"Die immerhin doch schwierige Balancierung des Kopfes und die freie, daher günstigere Stellung der Sinnesorgane zur Umgebung, für deren Raumverlagerung ohne Mühe der ganze Körper eingesetzt werden kann, läßt die Bewegungen im Kopfgelenk unbedeutender werden" (Knese, 1948, S. 88). Die Gewinnung des labilen Gleichgewichtes unter Einsparung von Muskelkräften ziehe beim Menschen eine Einschränkung der Beweglichkeit im Kopfgelenk nach sich, die aber vom übrigen Körper voll ausgeglichen werden könne.

Durch die Veränderung der beiden Hebelarme beim Menschen werde nicht nur der Winkelweg für die Sagittalflexion kleiner, sondern auch die tatsächlich zurückgelegte Strecke des Gesichts (die Bogenlänge des entsprechenden Winkels). Die beiden Hebelarme seien beim Menschen zwei fast austarierte Waagebalken, die durch die geringe Übersetzung der Kraft allerdings eine viel feinere Regelung der Bewegung und eine genauere Abmessung der bewegenden Kraft ermöglichten. Diese Verschwendung kann sich nach Knese der Mensch erlauben, weil die für die Balancierung aufzuwendende Kraft nur gering zu sein braucht.

Zur Dorsalflexion äußert sich Knese wie folgt: "Bei Dorsalflexion nähert sich die transversale Achse der Horizontale durch den Schwerpunkt, gleichzeitig wird der Schwerpunkt über das Gelenk verlagert, das Lot durch den Schwerpunkt fällt auf die Unterstützungsfläche der Kondylen, der Kopf befindet sich im stabilen Gleichgewicht (...). Das geometrische Maß für die Standfestigkeit (...), der Winkel um den der Kopf gekippt werden muß, um wieder in die labilie Gleichgewichtslage zu gelangen, ist gering, was dynamisch bedeutsam ist" (Knese, 1948, S. 89).

Während nach Knese die Lateralflexion bei Tieren dazu dient, den Horizont zu mustern, steht die Lateralflexion beimMenschen in Zusammenhang mit seiner Arbeitshaltung. Der Blick wandere, unterstützt von Augenbewegungen, von einem Handteller zum anderen. Die Kopfbewegungen allein ermöglichten nur eine grobe Einstellung des Blickpunktes.

Im Gegensatz zu den meisten Tieren gebrauche der Mensch zur Musterung des Horizontes die reine Rotation, die nach Knese mindestens 1/3, meist aber doppelt bis dreifach so groß als bei anderen Säugetieren sein soll.

In seinen Ausführungen zur Dynamik des Kopfgelenkes beschäftigt sich Knese auch ausführlich mit der am Kopf ansetzenden Muskulatur. Er stellt fest, daß die Dorsalflektoren und Rotatoren beim rezenten Menschen besonders zahlreich und kräftig entwickelt seien. Als alleiniger Seitenbeuger fungiere der M. longissimus, während für andere Muskeln die Lateralflexion nur als Nebenwirkung auftrete. Der M. semispinalis capitis ist nach Knese der eigentlich statische Muskel des Kopfes, der das Gegengewicht zum zentralverlagerten Schwerpunkt herstelle. Unterstützt werde er von anderen Dorsalflektoren. Die kurzen, tiefen Nackenmuskeln sind nach Knese nicht eigentlich bewegende Faktoren, sondern eher Haltungs- und Stellungsfaktoren des Kopfgelenkes.

"Da nun sowohl der Schwerpunkt des Kopfes wie der des ganzen Körpers vor der Wirbelsäule liegt (...), sind als aktive Gegenkräfte die dorsalen Muskeln viel stärker als die ventralen. Als eigentliche Ventralflektoren stehen dem Kopf nur der M. longus capitis und der M. rectus capitis vent. zur Verfügung", so führt Knese (1948, S. 94) hierzu näher aus. Diese schwachen

Ventralflektoren würden wegen ihrer ungünstigen Hebelwirkung durch die Kiefer- und ventrale Halsmuskulatur unterstützt, wie es auch schon Thomsen (1933/34) zum Ausdruck gebracht hat. Auch für Knese bilden Kopf, Hals und Rumpf ein kinetisches System mit gegenseitiger Beeinflussung und Abhängigkeit.

Zur funktionellen Bedeutung unterschiedlicher Kondylenformen konnte Knese zeigen, daß bei gleichmäßig gekrümmten Kondylen mit möglichst kleinem Kondylenwinkel die Sagittalflexion am ausgiebigsten ist. Bei Lateralflexion hingegen sei ein möglichst großer Kondylenwinkel für die Beweglichkeit von Vorteil und, wie Bernhard (1975) diesbezüglich erweitert, auch ein "relativ" kleiner Gelenkachsenwinkel der Kondylen. Flache, fast gleichförmig gekrümmte Kondylen ließen ausgiebigere Bewegungen zu als prismatische oder geteilte Kondylen. Die Differenzen in der Bewegungsgröße der gegenübergestellten Formen schätzt Knese nicht hoch ein.

Bernhard (1975), versuchte, aufbauend auf der Arbeit Knese's, mit Hilfe statistischer Methoden an einer größeren Schädelserie zu prüfen, ob Größen- und Formmerkmale der Kondylen statistisch absicherbare Zusammenhänge mit bestimmten Parametern des Schädels bzw. des Kopfes aufweisen, um damit die statische Bedeutung des Kopfgelenkes zu erhellen.

Eine vermutete Beziehung zwischen Kopf- bzw. Schädelgewicht (bzw. der auf das Kopfgelenk wirkenden Druckbelastung) und der Größe bzw. Stellung der Kondylen ließ sich nicht bestätigen. Dagegen zeigten sich enge Korrelationen zwischen der Schädelhöhe (Basion-Bregma-Höhe) und Gelenkflächengröße sowie

Kondylenlänge, wie auch der Schädelhöhe zur Krümmungshöhe und zu den Abstandsmaßen der Kondylen, aber auch zu Gelenkachsen- und Kondylenwinkel. Das bedeutet nach Bernhard, daß bei großer Schädelhöhe die Kondylen nicht nur flächenmäßig größer und länger sind, sondern auch eine größere Längskrümmung und einen kleineren Gelenkachsen- und Kondylenwinkel besitzen, und somit der Abstand der Gelenkflächen beider Seiten und damit die Stützfläche des Schädels vergrößert wird.

Bernhard erklärt dazu: "Diese überaus engen Beziehungen zwischen Schädelhöhe sowie Größe und Stellung der Kondylen können mit der besonderen statischen Funktion des Kopfgelenkes beim Menschen erklärt werden, die durch die von anderen Säugetieren und selbst den nichtmenschlichen Primaten grundverschiedene Schwerpunkts- und Gleichgewichtslage des menschlichen Kopfes bedingt ist, indem der Schwerpunkt des menschlichen Kopfes über der Stützfläche liegt, was infolge der bestehenden Gleichgewichtsbedingungen besondere Anforderungen an die Stabilisierungsmechanismen stellt. Da mit zunehmender Schädelhöhe auch der Schwerpunkt des Kopfes weiter über die Stützfläche rückt, ist bei hohen Schädeln die Standfestigkeit (Stabilität) bzw. Kippsicherheit im physikalischen Sinn vermindert, was offenbar einmal durch die Vergrößerung des Kondylenabstandes (d.h. die Vergrößerung der Stützfläche), zum anderen aber auch durch die Vergrößerung der Gelenkflächen und die Verkleinerung des Gelenkachsenwinkels kompensiert wird. Durch die Vergrößerung der Gelenkflächen wächst nämlich der Luftdruck, der das Gelenk zusammenhält - wie schon KNESE betonte -, durch die Verkleinerung des Gelenkachsenwinkels sitzen die Kondylen tiefer in den medialwärts stark abfallenden Pfannen

und bilden mit diesen eine Keilverbindung im physikalisch-technischen Sinne, was die Stabilität des Kopfes ebenfalls wesentlich erhöht" (Bernhard, 1975, S. 53o).

Für die Merkmalsausprägung der Kondylen beim rezenten Menschen spielt nach Bernhard das statische Moment die größere Rolle als das dynamische.

4.6.2. Variabilität und Funktion der Condyli occipitales bei den Pongiden

Vergleichbar ausführliche Untersuchungen wie beim rezenten Menschen gibt es für die Pongiden nicht. Insbesondere fehlen Beobachtungen an lebenden Tieren, die den Bewegungsumfang im oberen und unteren Kopfgelenk beschreiben. Die Untersuchungen an frischtoten oder konservierten Tierleichen lassen sich nicht unmittelbar auf die Verhältnisse beim Lebenden übertragen, wie auch der Bewegungsumfang bei menschlichen Leichen den bei Lebenden übertrifft.

In einer vergleichenden Untersuchung zwischen Pongiden und Menschen kommt Groth (1937) zu folgenden hier interessierenden Beobachtungen:

1. Bei den Anthropoiden heben sich die Gelenkfortsätze von der übrigen Basis allgemein deutlicher ab, sie sind weiter von der Ohr-Augen-Ebene entfernt als beim rezenten Menschen;
2. die Krümmung der Gelenkflächen bei den Anthropoiden ist im allgemeinen stärker als beim Menschen;
3. der Abstand der Gelenkflächen vom Porion ist bei Anthropoiden größer als beim Menschen, d.h. die Gelenke liegen bei ersteren weiter hinten.

Auch Welcker (ohne Jahreszahlangabe) verdanken wir eine ausführliche Untersuchung über das Atlantooccipitalgelenk bei Menschen und Affen. Die von Welcker bestimmten Grundformen der Kondylen und ihre Wölbungsverhältnisse sind in Abb. 21b wiedergegeben. Nachstehend sollen seine - für die hier zu untersuchenden Zusammenhänge - wichtigsten Beobachtungen, die allerdings teilweise durch statistische Verfahren noch besser zu belegen wären, kurz zusammengefaßt aufgeführt werden:

1. Das postembryonale Längenwachstum ist beim Affen stärker als beim Menschen. Der Affe hat, wenn man die Länge der Kondylen zur Länge des Gehirnschädels in Beziehung setzt, längere Kondylen als der Mensch. Langschädel weisen bei dieser Korrelation kürzere Kondylen auf als Kurzschädel.
2. Die Kondylen partizipieren an der Asymmetrie der beiden Schädelhälften.
3. Der tiefste Punkt des Condylus liegt beim Menschen häufig vor der Mitte, beim Affen im hinteren Drittel des Segments.
4. Die Anthropoiden haben gewölbtere Kondylenflächen als der Mensch; der Gibbon nähert sich darin dem Menschen am meisten.
5. Die größte Breite der Kondylenfläche kann verschieden plaziert sein. Die Affen haben, wenn man die Kondylenbreite zur Schädelbreite in Beziehung bringt, breitere Kondylen. Bei Europäern macht die absolute Breite der Kondylenfläche ungefähr die Hälfte der Länge aus. Der Mensch übertrifft hinsichtlich der absoluten Breite jegliche Affenart.

6. Die Seitenneigung in der Mitte der Kondylenfläche ist beim Menschen im allgemeinen größer als beim Affen. Am meisten entfernt sich Hylobates vom Menschen.
7. Bei den Affen sind die Kondylen stets nach rückwärts geneigt.

In der neueren Literatur finden sich einige Bemerkungen bezüglich der oberen Kopfgelenke der Nichthominoidea bei Ankel (1967, 197o), die diese, wie beim Menschen, als Kugelgelenke beschreibt, welche zwischen Os occipitale und Atlas vorwiegend dorsoventrale Nickbewegungen, zwischen Atlas und Epistropheus Drehbewegungen ermöglichen.

4.6.3. Eigene Beobachtungen

Eigene, sehr allgemein gehaltene Beobachtungen beziehen sich auf die Sammlungen des Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt (Main) und die Sammlung des Instituts der Anthropologie und Humangenetik für Biologen der J. W. Goethe-Universität Frankfurt (Main). Beim Vergleich der einzelnen Species der Pongiden untereinander ist eine Zunahme der Kondylenlänge von Pan über Pongo zu Gorilla zu beobachten. Gleichzeitig tritt in dieser Reihenfolge eine Abnahme der Kondylenlängskrümmung ein, so daß im allgemeinen die längeren Kondylen bei Gorilla weniger stark gekrümmt sind und daher einen größeren Krümmungsradius besitzen als bei Pan.

Die Kondylen der Pongiden sind im Durchschnitt in ihrer Länge stärker gekrümmt als die des Menschen. Besonders bei Pan ist der vordere und hintere Flächenanteil des Condylus stark gegeneinander gewinkelt und der Condylus ist auch im allgemeinen stärker als beim rezenten Menschen zur Seite geneigt.

Bei den Pongiden ist die Variabilität der Kondylen bezüglich ihrer Form, Größe, Wölbung etc. ebenso wie beim Menschen außerordentlich groß, besonders aber bei Pongo und Gorilla. Juvenile Individuen zeigen - wie beim rezenten Menschen - im Vergleich zur Schädelgröße relativ lange, flache Kondylen.

4.6.4. Die Condyli occipitales bei den Vertretern der Species Homo erectus und des Genus Australopithecus

Von der fossilen Species Homo erectus sind nur in wenigen Ausnahmefällen Teile der mittleren Schädelbasis und mit diesen die Kondylen erhalten. Für SINANTHROPUS liegt nur ein partiell erhaltener Condylus vor, der aber bisher nicht ausführlich beschrieben worden ist (Longtandong, Hexian).

Aus Java sind - abgesehen von PITHECANTHROPUS IV (Sangrian 4) - Kondylen von zwei weiteren Exemplaren bekannt: Sangiran 14 und PITHECANTHROPUS VII (Sangiran 17). Eine ausführliche Beschreibung gibt es für das Exemplar Sangiran 14: "The occipital condyles are located near the anterior end of the foramen magnum as in Sangiran 4 and Ngandong 6 and 11. Their axis diverge posteriorly, a condition also found in Sangiran 4 and Australopithecus boisei (...); the length of the condyle is ca. 19 mm. Similar to Sangiran 4 and Ngandong 6 and 11 (...), the distinct and broader anterior end is elevated and the articular facet turns outward, forming an angle 30 °on the left and 32 °on the right with the horizontal plane. The posterior end turns upward as in Ngandong 6 and Pongo, and tapers off, so that the articular facet has a comma-shaped appearence with the hilus medially and posteriorly. Transversaly, the facet is flat, while sagittally, it is strongly curved. The same applies in the Ngandong and

Pongo skulls. On the medial aspect of the condyle a tubercle is found for the alar ligament. The single wide and oval hypoglossal canal is situated above the condyle as in Sangiran 4 and Ngandong 11. The length of the canal is 5.5. mm on the right side and 8 mm on the left; the breadth is 4 mm on both sides" (Jacob, 1972b, S.177-178).

Weiter ist bei Jacob zu lesen: "The breadth (11-12 mm) and length (19 mm) of the condyle approach the conditions in Sangiran 4 and P. soloensis. Similarly the ratio between its breadth and the breadth of the foramen magnum (31.4 - 32.2) resembles that of Ngandong and is very different from the australopithecines and anthropoid apes. Its forward location relative to the foramen magnum reminds us of Sangiran 4 and Ngandong 14. The distance between the anterior poles of the condyles (19 mm) is larger than in Australopithecus boisei (...). The convexity and orientation are comparable with Ngandong and Sangiran 4. The hypoglossal foramen is located exactly above the anterior pole, and its length (5.5. - 8 mm) approaches the condition in Ngandong" (Jacob, 1972c S. 85).

Aus diesen beiden von Jacob gegebenen Beschreibungen der Kondylen von Sangiran 14 und seiner im Anhang wiedergegebenen Tabelle (Tab. 2) läßt sich die enorme Variabilität der Kondylen im allgemeinen ablesen, besonders was die metrischen Vergleiche betrifft, da diese weniger die Differenzen als vielmehr die interspezifischen Ähnlichkeiten hervorhebt. So ist es bei Jacob auch lediglich die Distanz zwischen den vorderen Polen der Kondylen zur Breite des Foramen occipitale magnum ins Verhältnis gesetzt, die eine metrische Distanz zwischen Australopithecinen und Anthropoiden schafft.

Jacobs Feststellung, daß die Kondylen von Sangiran 14 in ihrer Breite und Länge, ihrer Wölbung, Orientierung sowie ihrer Lage zum Foramen occipitale magnum mit Sangiran 4 und Ngandong vergleichbar seien, deutet schon an, daß eine intraspezifische Trennung zwischen den javanischen Vertretern des Homo erectus aufgrund der mit Recht zu vermutenden beträchtlichen intraspezifischen Variabilität, vor allem aber wegen der geringen Anzahl der vorliegenden fossilen Exemplare schwer möglich, wenn nicht sogar unmöglich ist.

Die einzig ausführliche Beschreibung der Verhältnisse bei Australopithecus findet sich bei Tobias:

"The occipital condyles in Zinjanthropus are extraordinary small for so massiv a cranium (...). That on the left is intact and measures 2o.o mm (chord length) by 1o.3 mm (maximum breadth). That on the right side is broken across near its anterior extremity, the chord length of the surviving part being 17.7 mm and the maximum breath 19.9 mm. No previous measurements of australopithecine condyles could be found in the literature, but of Sterkfontein cranium VIII Broom and Robinson (...) stated 'The condyles are relatively small and about twice as long as broad'. No condylar parts of the Pekin crania were available at the time Weidenreich prepared his classical monograph.

The condyles converge anteriorly, so that their minimum distance apart is 12.o mm; near their posterior poles, they are 27.5 mm apart. Their surfaces are somewhat everted, as in modern man, and they encroach very slightly on the antero-lateral margin of the foramen magnum. They are highly convex from before backwards. Each condyle is kidney-shaped, there being a distinct

fissure in the region of the hilus, presumably testifying to the dual developmental origin of the condyle. The forward position of the condyles in relation to the cranial base and to the biporiotic axis is discussed in the section of the position of the occipital condyles (...). All in all, the condyles of Zinjanthropus are very much more like those of man than those of pongids, as is true of other australopithecines in which the condyles are preserved" (Tobias, 1967, S. 27).

Weiterhin lesen wir bei Tobias: "Clearly the position in the Australopithecus cranium from Sterkfontein is at or close to the extreme upper limit for Pongidae: the condyles are therefore well forward as compared with the means and ranges in apes. At the same time, Le Gros Clark made clear that the condyles are by no means so far forward relative to the total cranial length as they are in the modern human cranium. (...) ... the point of maximum convexity of the condyle coincides in transverse level with the posterior margin of the external acoustic aperture, a position which Le Gros Clark (...) found in only two out of 4oo ape crania" (Tobias, 1967, S. 49).

Tobias führt außerdem aus: "Therefore, the fact that the index in Zinjanthropus is intermediate between those of erect pongids, suggests that his head was not as well balanced as in man but was better balanced than in the pongids. This conclusion is supported by the bony evidence of his nuchal crest, which is much more strongly developed than is usual in hominines, but not as marked as in many pongids. It might be infered that the nuchal muscles of Zinjanthropus were perforce more active in maintaining

any sort of head balance, against the twin challenges constituted by the situation of the condyles, which are not as far forward relatively as in modern man, and by the excessive precondylar heavyness of the greatly elongated face and massive teeth. Confronted by these functional demands it is likely that the head of Zinjanthropus was not maintained as horizontally as in the Homininae, but sagged forward slightly, though not nearly to the degree as in most of the Pongidae" (Tobias, 1967, S. 52).

4.6.5. Eigene Untersuchungen

Weitere Untersuchungen anhand der folgenden Abgüsse des Institutes der Anthropologie und Humangenetik für Biologen der J.W. Goethe-Universität, Frankfurt (Main): L 338y-6, Sts. 5 (Plesianthropus), OH 5 (Zinjanthropus boisei), KNM-ER 4o6, KNM-ER 4o7, KNM-ER 18o5, OH 24, KNM-ER 3883 etc. wurden von mir selbst durchgeführt (Abb. 22a-k).

Beim überwiegenden Teil der zu der Gattung Australopithecus bzw. zu Homo habilis zu stellenden Exemplare liegen der mittlere Teil der Kondylen und auch die transversale Achse des Gelenkes vor der Verbindungslinie der beiden Vorderränder der Mastoidfortsätze; nur bei wenigen liegt die geschätzte Achse auf etwa gleicher Höhe mit dem Processus mastoideus. Die Exemplare nehmen damit in der Lage der Kondylen zum Processus mastoideus nicht nur im Vergleich zu den Pongiden, sondern auch zum rezenten Menschen eine Sonderstellung ein. Dieser Unterschied verdient besonders hervorgehoben zu werden.

Wie Le Gros Clark berichtet, liegt der Punkt der maximalen Wölbung des Condylus bei Sts. 5 - auf die Außenfläche des Schädels projeziert - am Hinterrand der äußeren Ohröffnung. Bei Einstellung in die OAE weisen die Kondylen der Australopithecinen nach unten bzw. nach hinten unten. Die transversale Achse der Kondylen, um welche die Bewegungen in sagittaler Richtung durchgeführt werden, kommt damit vor die vordere Anheftungsfläche des M. sternocleidomastoideus zu liegen; dies ist von besonderer Bedeutung für die Funktion des Muskels, was noch ausführlicher diskutiert werden soll.

Die Gelenkfortsätze in der Gattung Australopithecus und bei Homo habilis sind sowohl was ihre Länge als auch ihre Breite betrifft, im allgemeinen bedeutend kleiner als die des rezenten Menschen. Von den genannten Exemplaren zeigt lediglich KNM-ER 406 (ein sehr robuster Australopithecine, der zu A. boisei bestellt wird) eine dem Durchschnitt des rezenten Menschen vergleichbare Größe. Er steht damit aber gleichzeitig im Gegensatz zu OH 5 (A. boisei), der - wie von Tobias beschrieben - im Vergleich zur Gesamtschädellänge recht kleine Kondylen besitzt. Wie beim rezenten Menschen ist auch bei KNM-ER 406 die Gelenkfläche mehr horizontal gestellt, worin sich die Gattungen Australopithecus und Homo von den Pongiden unterscheiden.

Auch in ihrer geringeren Kondylenwölbung stehen die Exemplare der Gattung Australopithecus und die frühen Vertreter des Genus Homo dem rezenten Menschen näher, wenn man sie mit Exemplaren gleicher Schädelgröße der Pongiden, wie Pan und Pongo vergleicht. Dies gilt besonders dann, wenn man die

Kondylenwölbung mit der Länge des Condylus in Beziehung setzt, wie die beigefügten Abbildungen (Abb. 22, 23 und 21b nach Welcker, ohne Jahreszahlangabe) zeigen. Wie bereits erwähnt - und auch bei Welcker demonstriert worden ist - nimmt in der "Reihe" Pan - Pongo - Gorilla die durchschnittliche Wölbung der Kondylen ab. Dieser Sachverhalt steht wahrscheinlich mit der zunehmenden Größe des Schädels in Zusammenhang.

Bezüglich der Wölbungskurve stehen die Vertreter der Gattung Australopithecus und des Homo habilis zwischen den Pongiden und dem rezenten Menschen. Während beim Menschen der Scheitelpunkt der Wölbung im vorderen, bei den Pongiden im hinteren Segment liegt, zeigen die Exemplare der Gattung Australopithecus wie auch die frühen Funde des Genus Homo, Homo habilis und Homo erectus, einen mehr einheitlich gewölbten Condylus, dessen kaudalster Punkt im Gegensatz zu den übrigen mehr in die Mitte des Condylus fällt. Dies entspricht auch einem mehr vertikal orientierten Anschluß an die Wirbelsäule.

Tobias (1967) hat die Kondylen von Zinjanthropus (A. boisei) als klein und den Homininen ähnlicher beschrieben als den Pongiden. Die große Ähnlichkeit zu den Homininen ist für KNM-ER 406 noch deutlicher als für dieses Exemplar. Auch die "grazilen" Australopithecinen und Homo habilis zeigen eine deutlichere Übereinstimmung der Kondylen zu Homo sapiens als zum genannten Exemplar.

Der frühe Homo erectus KNM-ER 3883 von East Rudolf liegt bezüglich des Kondylenbaus zwischen dem rezenten Menschen einerseits und den "grazilen" Australopithecinen bzw. Homo

habilis andererseits. Der Condylus von KNM-ER 3883 ähnelt von seiner Form und Wölbung her sehr dem des Homo habilis (OH 24), hinsichtlich seiner Größe kommt er den Kondylen des rezenten Menschen schon sehr nahe.

Die Variabilität in diesem frühen Bereich der menschlichen Stammesgeschichte scheint einerseits von der unterschiedlichen Haltung des Schädels, mehr aber von der unterschiedlichen Größe des Schädels abzuhängen. Letzteres konnte auch für die Pongiden gezeigt werden.

Die in zahlreichen Arbeiten diskutierte Verschiebung der Kondylen (und auch des Foramen occipitale magnum) in der artifiziellen Reihe Pongiden - Australopithecinen - Homo habilis - Homo erectus - Homo sapiens auf die Schädelmitte zu soll nur kurz erwähnt, dagegen eine andere Beziehung, die besonders funktionell bedeutsam ist, aber wenig Beachtung fand, stärker ins Licht gerückt werden. Es ist dies die Lagebezeihung zwischen Condylus und Processus mastoideus (Abb. 24a, b).

In seinen vergleichend-anatomischen Untersuchungen zur Frage der Entstehung des Warzenfortsatzes beim Menschen und den Menschenaffen konnte Groth (1937) zeigen, ..."daß die Condylenachse bei den Anthropomorphen durch den dorsalen Teil des Warzenfortsatzes geht, beim Menschen aber, auch wenn sie näher an die Spitze herankommt, vorn in der Nähe des vorderen Randes des Warzenfortsatzes" (Groth, 1937, S. 584) liegt. Dieser Befund wird übrigens von Le Gros Clark (in Tobias, 1967) bestätigt.

Die Durchsicht der Sammlungen des Institutes der Anthropologie und Humangenetik für Biologen der J. W. Goethe-Universität, Frankfurt (Main), ((Pan troglodytes verus)), und des Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt (Main) , ((div. Subspecies von Pan, Pongo und Gorilla)), ergab eine weitere Bestätigung dieser Feststellung. Allerdings zeigte es sich, daß bei adulten, vornehmlich männlichen Tieren von Gorilla, die Kondylen im Verhältnis zum Processus mastoideus weiter nach vorn rücken können, so daß bezüglich der Lagebeziehung zwischen dem Processus mastoideus und der Kondylenachse fast menschliche Verhältnisse vorkommen können.

4.6.6. Interpretation der Beobachtungen

Die Auslegung von Größe, Form und Stellung der Gelenkfortsätze muß vor dem Hintergrund der enormen Variabilität dieses Schädelteils betrachtet werden. Diese außerordentliche Variabilität beruht u. a. darauf, daß die Anforderungen an den Condylus vielfältiger Natur sind. Statische und kinetische Funktionen können überwiegen bzw. sich überlappen, Größe und Haltung des Schädels in unterschiedlicher Art und Weise auf diese einwirken und auch individuelle Faktoren, wie beispielsweise Schädelbau, jeweiliges Alter und Geschlecht, genetische Faktoren, vermögen modifizierenden Einfluß zu nehmen. Jedenfalls bringt es das besondere Ausmaß der Variabilität der Gelenkfortsätze mit sich, daß eine eindeutige Zuordnung eines einzelnen Condylus zu verschiedenen Species aufgrund der Gelenkfortsätze allein nicht sicher ist, und daß es auch im interspezifischen Bereich in selteneren Fällen zu ähnlicher Ausbildung der Kondylen kommen kann.

Die wenigen bisher vorliegenden fossilen Belege vermitteln nur einen sehr kleinen Ausschnitt aus der möglichen Vielfalt der Formen, obwohl sich generell durchaus gewisse Tendenzen innerhalb einzelner Species bzw. Genera ablesen lassen.

Die Kondylen der Pongiden weichen - wie beschrieben - von denen des rezenten Menschen ab. Sie zeigen in der "Reihe" Pan - Pongo - Gorilla eine Abnahme der sagittalen Wölbungskurve, die mit einer Vergrößerung und Verlängerung des Condylus entsprechend der Vergrößerung des Schädels in groben Zügen einhergeht und bei den Männchen besonders ausgeprägt ist. Die Vergrößerung des Condylus dürfte statische und kinetische Gründe haben. So bewirkt beispielsweise ein größerer Condylus eine bessere Haftung zwischen Kopf und Halswirbelsäule und verfügt über eine größere Fläche zur Ableitung angreifender Kräfte. Der durch die Verlängerung des Condylus entstehende größere Radius gibt einem größeren Schädel einen längeren Winkelweg und damit eine bessere Feinregulierung der Bewegungen, was besonders deshalb erforderlich wird, weil mit einer Vergrößerung des Hebelarms der Nackenmuskulatur auch gleichzeitig die Kraftwirkung vergrößert wird.

Der nach lateral stärker geneigte und in seiner vorderen und hinteren Fläche stark gegeneinander gewinkelte Condylus, der besonders bei dem behenden, aktiven, baumlebenden Pan zu einer "Keilform" entwickelt ist, "verkeilt" Kopf und Halswirbelsäule besonders fest und sichert so den Zusammenhalt in allen Lagen von Körper und Kopf zueinander vortrefflich.

Die Lage der queren Kondylenachse, die in etwa durch den dorsalen Teil des Warzenfortsatzes geht, sowie das gleichzeitige Umgreifen des Gelenkes durch Muskeln von der Seite her nach vorn medial, fixieren das Gelenk in hohem Maße auf die Wirbelsäule. Die Lage des Schwerpunktes des Kopfes verlangt bei baumlebenden bewegungsaktiven Tieren diese verstärkte Sicherung des Kopfes auf der Wirbelsäule. Die Lage des M. sternocleidemastoideus und des M. splenius capitis vor der transversalen Achse des Gelenkes befestigen so, wie im vorherigen Kapitel bereits erwähnt, den Kopf besonders sicher auf der Wirbelsäule. Diese verstärkte Sicherung findet sich deshalb auch bevorzugt bei Pan; der primär bodenlebende Gorilla, besonders die adulten männlichen Individuen, zeigt einen davon abweichenden Anpassungsmodus.

Die Gelenkfortsätze bei Vertretern der Gattung Australopithecus und bei Homo habilis stehen von ihrer Konstruktion her zwischen denen der Pongiden und des rezenten Menschen. Beide Gruppen, besonders die "grazilen" Australopithecinen und Homo habilis, zeigen relativ kleine, mäßig lange und breite sowie nur schwach gewölbte Gelenkfortsätze. Abgesehen von der Grazilität der Kondylen, die offenbar mit der geringen Schädelgröße der Individuen zusammenhängt, kommen sie der generellen Form der Kondylen des rezenten Menschen sehr nahe.

Das Fehlen der für den rezenten Menschen charakteristischen "Stielung" dürfte folgende Gründe haben:

1. Der Kopf ist bei den Vertretern der Gattung Australopithecus und bei Homo habilis weniger ausbalanciert. Die Wirbelsäule wird nicht wie beim rezenten Menschen von vorn unten an den Schädel herangeführt und bedarf

deshalb nicht einer "Verkeilung" im vorderen Teil der Kondylen.

2. Die geringere Knickung und größere Ausdehnung der vorderen Schädelbasis bei diesen Exemplaren erfordert keine stärkere Wölbung und damit keinen kleineren Radius der Drehachse, da der in der vorderen Schädelbasis zur Verfügung stehende Raum noch nicht so beengt und ein Winkelweg mit größerem Radius noch tragbar ist.

In den Wölbungsverhältnissen der Kondylen stehen der Exemplare des Genus Australopithecus und des Homo habilis dem rezenten Menschen nahe und weichen gleichzeitig in dieser Hinsicht nicht von den adulten, bodenlebenden Gorillas ab. Dies mag auch als Hinweis auf die Anpassung an das Bodenleben gedeutet werden, das eine Verkeilung der Kondylen mit der Wirbelsäule bei starker Winkelung der vorderen und hinteren Flächen gegeneinander nicht erforderlich machte.

Für die geringere Wölbung und Neigung der Kondylen dürfte aber ein weiteres Moment noch verantwortlich sein. Hiermit ist die bereits erwähnte Verlagerung des Os occipitale zusammen mit den Kondylen und dem Foramen occipitale magnum mit dem Erwerb des aufrechten Ganges nach vorn gemeint. Dieser Verlagerung sind die seitlichen Teile des Schädels, die Ossa temporalia, nicht gefolgt. Dies hängt damit zusammen, daß bei dem mächtigen Kauapparat der Australopithecinen die Fossa mandibularis aus funktionsmechanischen Gründen ihre laterale und posteriore Position nicht aufgeben kann.

Mit der Vorverlagerung des Os occipitale im Vergleich zum Os temporale befreien sich die Kondylen aber teilweise von den die Bewegung kontrollierenden Muskeln, die am Processus

mastoideus anheften. Der M. sternocleidomastoideus wird seiner Sicherungsfunktion beraubt und bekommt von seiner Lage zum Gelenk her dorsalflektierende Funktion. Zwar wirken der noch weit vor und kaudal von der Drehachse gelegene Schwerpunkt des Schädels und der im Vergleich zum rezenten Menschen weit vorn gelegene Schwerpunkt des Körpers, sowie die weit vorn liegende Kaumuskulatur und ventrale Halsmuskulatur diesem Ungleichgewicht in aufrechter Haltung entgegen. Unter diesen Verhältnissen ist jedoch eine baumlebende, bewegungsaktive Lebensweise, vergleichbar der bei Pan, nicht mehr möglich. Bei einer inversen Haltung - Kopf unten, Körper oben - läßt sich der Kopf nicht mehr zielgerichtet ventral flektieren, vorausgesetzt, daß die anatomischen Verhältnisse bei den hier untersuchten Gruppen vergleichbar waren. Die Australopithecinen zeigen auch hierin ihre fortgeschrittene Anpassung an die offene Savanne bzw. ähnlichem Habitat (Abb. 25a-c).

Für das System "Kopf und Hals" bedeutet dann aber ein größerer Krümmungsradius, d.h. eine geringere Wölbung des Condylus, eine Stabilisierung, weil damit allgemein die Beweglichkeit vermindert und besser kontrolliert werden kann.

Die von Tobias (1967) und Ashton & Zuckerman (1952b) mit unterschiedlichen Methoden bestimmte Position des Foramen occipitale magnum bzw. der Kondylen in Bezug zum Gesamtschädel sagen nichts über diese wichtigen funktionellen Hintergründe aus. So wird beispielsweise Sts. 5 mit einem im Vergleich zum Processus mastoideus weit vorgerückten Condylus von Tobias (1967) aufgrund seines Positionsindex als noch im Bereich der Pongiden liegend betrachtet, im Gegensatz zu anderen Australopithecinen, von denen es sich aber gerade bezüglich der oben genannten Lagebeziehung deutlich abhebt.

Bei KNM-ER 3883 ist der Condylus der rechten Seite gut erhalten. In seiner Gestaltung ähnelt er sowohl den Kondylen der "grazilen" Australopithecinen bzw. denen des Homo habilis als auch denen des Homo sapiens. In seiner Grazilität, besonders seiner geringen Breite, und in seiner mehr einheitlichen Wölbung von anterior nach posterior zeigt er Ähnlichkeiten zum Condylus des Homo habilis, in seiner beträchtlichen Länge zu Homo sapiens. Allerdings ist er nicht "gestielt", bei annähernd gleichem Radius seiner transversalen Achse weist er in seinem tiefsten Punkt direkt nach kaudal. Seine Stellung zum Processus mastoideus entspricht der beim rezenten Menschen.

PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) besitzt Gelenkfortsätze, wie man sie in selteneren Fällen auch beim rezenten Menschen finden kann, wenn sie auch nicht der gängigen Form bei diesem entsprechen. So sind sie im vorderen Teil nicht "gestielt" und zeigen, besonders in ihrer Länge, eine geringere Wölbung. Der im vorderen Teil gestielte Condylus, wie er für den rezenten Menschen charakteristisch ist, dürfte sowohl mit dem nach vorn unten erfolgenden Anschluß der Wirbelsäule als auch mit den beengten Verhältnissen der vorderen Schädelbasis in Zusammenhang stehen. Bei PITHECANTHROPUS IV ist deshalb mit einem Anschluß der Wirbelsäule primär nach kaudal zu rechnen. Aufgrund der pathologischen Verhältnisse bei PITHECANTHROPUS IV, in welche die Kondylen mit einbezogen sind, soll auf einen metrischen Vergleich und auf einen Vergleich der Bewegungen und ihrer mechanischen Implikationen hier verzichtet werden.

In der Lagebeziehung zwischen Gelenkfortsätzen und Processus mastoideus haben bereits die bisher bekannten frühesten Exemplare der Species Homo erectus rezentmenschliche Verhältnisse erreicht. Sie unterscheiden sich darin deutlich von den "grazilen" Australopithecinen und Homo habilis. Dieser Lagebeziehung dürfte auch phylogenetisch ein besonderer Stellenwert zukommen.

4.6.7. Zur Pathologie der Kondylen bei PITHECANTHROPUS IV

Die Kondylenasymmetrie in Zusammenhang mit den starken Verformungen der Schädelbasis, wie sie im Kapitel über die Symmetrieverhältnisse ausführlich beschrieben worden sind, hat pathologische Hintergründe. Ähnliche Verformungen werden in der pathologischen Literatur als "occipitale Kyphose" des Schädelgrundes bezeichnet und besonders mit krankhaften Veränderungen der Halswirbelsäule bzw. der Halsmuskulatur (z. B. des M. sternocleidomastoideus) in Zusammenhang gebracht. Aber auch andere Möglichkeiten der Erklärung kommen in Frage.

Aufgrund der starken Abweichung von der Symmetrie und der bedeutenden Verschiebungen der einzelnen Teile der Basis gegeneinander läßt sich aber sagen, daß der Beginn der Veränderungen mit hoher Wahrscheinlichkeit in ein frühes Lebensstadium zurückzuverlegen ist.

Dies wirft gleichzeitig aber auch ein Licht auf die soziale Organisation innerhalb der Gruppe, in der PITHECANTHROPUS IV lebte, und belegt ein hohes Maß an mitmenschlichem Engagement und Zusammenhalt, wie es bisher nur für den Neanderthaler, z. B. Shanidar (Solecki, 1963) belegt ist, was den Fossilbereich des Menschen betrifft.

4.7. Die Fossa mandibularis

4.7.1. Die Fossa mandibularis bei den chinesischen Vertretern des Homo erectus

Die ersten Bemerkungen zur Fossa mandibularis bei Homo erectus finden sich bei D. Black: "The fossa itself is deeply excavated and essentially hominid in its form, the characteristics of its articular surface differing in the most significant fashion from those obtaining in anthropoids"(Black, 1931, S. 33). Weidenreich (1943) schließt sich dieser Beschreibung für SINANTHROPUS III auch bezüglich der von ihm bearbeiteten Exemplare an. Er beschreibt die Fossa mandibularis bei SINANTHROPUS im Vergleich zum rezenten Menschen als tief und schmal. Das charakteristische Merkmal der Fossa mandibularis sei aber nicht die Fossa selbst, sondern das Tuberculum articulare. Dieses sei bei SINANTHROPUS in sagittaler und transversaler Richtung größer als beim Menschen und biete damit dem Unterkiefer einen größeren Bewegungsspielraum.

Allen Exemplaren des SINANTHROPUS fehlt nach Weidenreich die Ausbildung eines "echten" Tuberculum articulare. Bei SINANTHROPUS III beispielsweise sei der Teil des Planum praeglenoidale, der unmittelbar vor der Fossa liegt, nicht zylindrisch vorgewölbt, sondern plan und am Rand der Fossa sogar eingetieft. Die Ausdehnung des Knorpelbezuges lasse sich nicht mehr feststellen. Bei Exemplar XI, dessen mediale Teile der Fossa nicht mehr erhalten sind, reiche die Gelenkfläche nicht weiter

vor als beim rezenten Menschen, sie sei allerdings leicht "elevated". Auch beim Exemplar Nr. V sei das Planum praeglenoidale klar entwickelt, während Exemplar II bezüglich der Gelenkfacette dem Individuum Nr. XI ähnele, bei dem die Facette, trotz ihres Trochlea-Charakters als ganzem, herausgehoben sei.

Das Fehlen bzw. die flache Entwicklung des Tuberculum articulare im medialen Teil (in der Region des Processus zygomaticus sei es vorhanden) bringt Weidenreich (1943) mit zwei Faktoren in ursächlichen Zusammenhang, und zwar mit der Form und Größe der Gelenkgrube und der speziellen Orientierung der basalen Oberfläche des Os sphenoidale bzw. der Fossa infratemporalis. Das Tuberculum articulare sei dann stark entwickelt, wenn die Vorderwand der Fossa und das Planum praeglenoidale stark zueinander geneigt seien, d.h. einen spitzen Winkel miteinander bildeten. Die Tiefe und sagittale Länge der Fossa hängen nach Weidenreich hauptsächlich von der Position des Tympanicum ab, das bei Anthropoiden fast horizontal, beim rezenten Menschen nahezu vertikal eingestellt ist.

Als einen weiteren Unterschied zum rezenten Menschen nennt Weidenreich den Sachverhalt, daß bei SINANTHROPUS die mediale Wand der Fossa ausschließlich vom Os temporale gebildet wird, während beim rezenten Menschen - unabhängig von der Rasse - auch das Sphenoid (Alisphenoid) im unteren Teil an der Bildung beteiligt werden kann. Das Foramen spinosum liegt deshalb beim rezenten Menschen im medialen Teil des

Processus spinosus, während es beispielsweise bei SINANTHROPUS III im lateralen Teil des Processus zur Ausbildung kommt.

Als eine Besonderheit bei SINANTHROPUS schildert Weidenreich die konvexe Form der hinteren medialen Fossawand: "The special formation of the medial wall is apparently connected with the antero-posterior compression of the fossa and the degree of perpendicularity of the tympanic plate" (Weidenreich, 1943, S. 47).

Bei allen Exemplaren des SINANTHROPUS werde die Fossa mandibularis nach hinten zu durch eine Crista postglenoidalis abgegrenzt. Sie stelle einen breitbasigen, transversalen Kamm dar, der die laterale Hälfte der Fossa vom Tegmen pori acustici trenne, aber gleichzeitig nicht einen so weit nach unten vorstoßenden Processus, wie bei den Anthropoiden, bilde.

Die besondere Tiefe der Fossa mandibularis beim Menschen, besonders im Vergleich mit den Pongiden, bringt Weidenreich mit der Expansion des Gehirns und der damit zusammenhängenden Transformation des Schädels im Verlauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Menschen in Verbindung. Er weist auch auf die große Variabilität der Tiefe der Fossa mandibularis beim rezenten Menschen und auf den Zusammenhang zwischen der Tiefe der Fossa und Dicke des Discus articularis hin.

4.7.2. Die Fossa mandibularis bei den javanischen Vertretern des Homo erectus

V. Koenigswald beschreibt die Fossa mandibularis bei PITHECANTHROPUS II (Sangiran 2) als relativ klein. Die Richtung

ihrer Querachse weise nach hinten. Der Abstand zwischen Gelenkgrube und vorderer Mastoidgrenze sei sehr breit. Die Fossa mandibularis stelle "eine nicht gleichmäßig konvexe Grube dar, deren transversaler Durchmesser etwa 2o mm und deren sagittalater Durchmesser etwa 1o mm beträgt. Nach vorn zu geht sie in das steil ansteigende Tuber articulare über (...). Medial wird sie von dem steil gestellten Proc. articularis medialis (...) des Squamosum begrenzt. Nach außen hin wird die Fossa durch eine schwache Leiste abgegrenzt, die in schräger Richtung gegen das Tympanicum zieht. Die hintere Abgrenzung wird vom Tympanicum selbst gebildet; ein Processus postglenoidalis ist nicht vorhanden. Ob eine schwache Leiste am lateralen Rande etwa als eine letzte Andeutung eines solchen betrachtet werden kann bleibt unsicher, da der Knochen hier verwittert ist" (v. Koenigswald, 194o, S. 96-97).

Jacob (1966) beschreibt die Fossa mandibularis bei PITHECANTHRO PUS VI (Sangiran 1o) als tief (9 mm), außerdem mit einem sagittalen Durchmesser von 15 mm und einem transversalen Durchmesser von 29mm. Die vordere Wand sei konkav und besitze einen gut entwickelten Processus entoglenoidalis. Der tiefste Teil der Fossa liege hinten. Im hinteren Teil zeige sich auch eine prominente Crista postglenoidalis. Die Richtung der Querachse weise nach hinten. Der Meatus acusticus externus ist bei diesem Exemplar nicht erhalten.

Die Achse der Fossa bildet nach Jacob einen Winkel von 31 ^{o} mit der transversalen Achse des Porion. Vordere und hintere Wand der Fossa bilden einen Winkel von 29 ^{o} miteinander. Die Distanz zwischen dem Tuberculum articulare und Processus mastoideus beträgt 38 mm.

Das juvenile Exemplar von Modjokerto (Perning 1) zeigt eine beträchtlich eingetiefte Fossa mandibularis.

4.7.3. Die Fossa mandibularis bei den afrikanischen Vertretern des Homo erectus

Rightmire (1979) gibt folgende Beschreibung der Fossa mandibularis für OH 9: "The cavity is very deep, and the articular surface seems to have extended far out onto the posteroinferiorly directed root of the zygomatic process. The long axis of the articular tubercle is inclined slightly forward, and there is a smooth transition anteriorly onto the surface of the infratemporal fossa. The tubercle itself is heavily concave transversaly, and the chord from entoglenoid process to the approximate positon of the ectoglenoid is 32 mm. The anterior face of the cavity is also concave mediolaterally, while the superoinferior curvature is slightly convex. Depth to the floor of the fossa is difficult to measure but is approximately 15 mm from the midpoint of the articular tubercle. ... The entoglenoid process is pyramidal and well developed. Details of the sphenotemporal suture are not clear in this region, but the process seems to be mainly on the squamous temporal. Its medial wall must overhang or actually incorporate the suture, while the large foramen ovale is on the sphenoid. A foramen spinosum, if present, is filled with matrix but must also be a sphenoid structure. Laterally, the postglenoid tubercle is also prominent and projects downward approximately 9 mm below the upper border of the external auditory meatus" (Rightmire, 1979, S. 1o4).

Bei einem Vergleich von OH 9 mit den beiden Exemplaren von East Rudolf läßt sich folgendes beobachten: Die Fossa mandibularis bei KNM-ER 3733 und KNM-ER 3883 ist in Richtung von vorne nach hinten breiter und weniger tief als bei OH 9. Die Vorderwand der Fossa zeigt sich bei KNM-ER 3733 nur wenig steil gestellt, dagegen steht die Vorderwand der Fossa mandibularis bei OH 9 ausgesprochen steil, ein Aspekt, unter dem dieses Exemplar PITHECANTHROPUS IV und den chinesischen Exemplaren der Species sehr nahe kommt. KNM-ER 3883 steht diesbzüglich zwischen OH 9 und KNM-ER 3733. Die Vorderwand der Fossa mandibularis und das Planum praeglenoidale bilden bei KNM-ER 3733 einen relativ stumpfen Winkel miteinander: bei OH 9 bilden beide Flächen, wie es die Abb. 26b und 27e zeigen, einen annähernd rechten Winkel miteinander.

Der Processus entoglenoidalis findet sich bei KNM-ER 3733, KNM-ER 3883 wie auch bei OH 9 kräftig entwickelt; bei den Exemplaren von East Rudolf ist er im Vergleich zu OH 9 kräftiger.

Die Artikulationsfläche des Tuberculum articulare erstreckt sich weit lateral auf den Jochbogen und endet dort bei KNM-ER 3733 mit einem ebenfalls kräftigen Processus ectoglenoidalis. Bei den übrigen Exemplaren sind diese Teile nicht erhalten.

Der Processus postglenoidalis zeigt bei KNM-ER 3733 und KNM-ER 3883 eine annähernd gleiche Entwicklung wie bei OH 9. Die Tiefe der Fossa entsteht sowohl durch die Orientierung der Vorderwand als auch durch Größe und Stellung der Tympanalplatte, die bei KNM-ER 3733 von geringerer Dimension ist als

bei OH 9 und die sich bei KNM-ER 3883 mehr als bei den beiden anderen Exemplaren nach hinten neigt.

KNM-ER 3733, KNM-ER 3883 und OH 9 zeigen bezüglich der Regio temporomandibularis auffallend große Ähnlichkeit, vor allem was die Gestaltung der einzelnen Knochenpartien betrifft. Unterschiede finden sich im wesentlichen bezüglich der Dimension der Fossa und der Orientierung ihrer Wände.

4.7.4. Die Fossa mandibularis in der Gattung Australopithecus

Die ausführlichste Beschreibung der Verhältnisse beim Australopithecus findet sich wiederum bei Tobias (1967) in seiner Arbeit über OH 5 (A. boisei). In ihren morphologischen Charakteristika, so Tobias, sei die Fossa mandibularis bei OH 5 denen anderer Australopithecinen sehr ähnlich. Dies gelte für die vordere Wand der Fossa, die im Gegensatz zu den Pongiden eine mehr anterolateral-posteromediale Richtung einnehme, d.h. deren Querachse mehr nach hinten medial weise, während sie bei den Pongiden mehr transversal eingestellt sei und ..."its anteroposterior slope is at a much smaller angle to the F.H. than 45 ^{o} - sometimes indeed the anterior wall is in a plane parallel to the F.H." (Tobias, 1967, S. 37).

Tobias sieht wie Weidenreich die relative Entwicklung des Tuberculum articulare abhängig von 2 Faktoren:

1. Form und Größe der Fossa selbst,
2. Orientierung des Dachs der Fossa infratemporalis.

Bei OH 5 sei das Planum praeglenoidale nach vorn oben gestellt. Die Vorderwand der Fossa sei absolut mehr vertikal orientiert als bei den Pongiden, was den Winkel zwischen beiden Flächen vergrößere und das Vorspringen des Tuberculum articulare betone. Tobias wendet sich in diesem Zusammenhang gegen die Auffassung von Ashton & Zuckerman (1954), die angeben, hierin keine Unterschiede zwischen den Australopithecinen und Pongiden zu erkennen. "On the contrary, the properties of the anterior wall of the mandibular fossa of the australopithecines sharply distinguish the crania of this group from all pongid crania examined for these features" (Tobias, 1967, S. 37). Die von Tobias gegebene Tabelle der Dimensionen der Fossa mandibularis (Tab. 3), die auf die Daten Weidenreichs (1943) aufbaut, bestätigen diese Argumentation. (Diese Tabelle zeigt gleichzeitig die Position von PITHECANTHROPUS IV zu anderen Exemplaren).

Tobias beschäftigt sich ausführlich mit dem Processus entoglenoidalis, was seine Zugehörigkeit zu Os temporale oder/und Alisphenoid betrifft. Sowohl der Verlauf der Sutura sphenosquamosa als auch die Lage des Foramen spinosum und Foramen ovale zu dieser Sutur sind aber bei den Hominoidea einer beträchtlichen Variation unterworfen. Schon eine oberflächliche Betrachtung der unterschiedlichen Anordnung der genannten Strukturen läßt vermuten, daß ihre relative Lage von der Größe und möglicherweise auch von der Lage des Kauapparates zum Hirnschädel wie auch der Expansion der medialen Schädelbasis in diesem Bereich beeinflußt wird. Im übrigen weist Tobias in seiner Diskussion zum Teil schon hierauf hin. Als diagnostisches Merkmal zur Gruppentrennung sind diese Lagebeziehungen jedoch nicht gut geeignet.

Den Processus postglenoidalis beschreibt Tobias bei OH 5 als relativ klein und eng an die Vorderfläche des Tympanicum angelehnt. "By general hominoid standards it is small and nearer to the hominine condition though, as Ashton and Zuckerman (1954) have shown, an occasional pongid may have so small a postglenoid process" (Tobias, 1967, S. 4o). Neben der Höhe und Länge zeige sich besonders seine Dicke im Vergleich zu den meisten Pongiden reduziert. Im Gegensatz zu diesen sei der Processus postglenoidalis bei OH 5 nicht pneumatisiert, wenn dies auch bei der sonst starken Pneumatisation des Schädels überrasche.

Als weiteren Gegensatz zu den Pongiden führt Tobias die Beteiligung des Tympanicum an den artikulierenden Teilen der Fossa mandibularis bei OH 5 an, was übrigens auch für die Exemplare von Kromdraai (Paranthropus) und Swartkrans gelte. Bei den Pongiden dagegen sei dieser Teil der Artikulationsfläche ausgeschlossen.

Wie aus der von Tobias gegebenen Tabelle hervorgeht, bewegen sich die Mittelwerte bezüglich der Länge der Fossa mandibularis in den einzelnen Gruppen etwa im gleichen Bereich. Besonders hervorzuheben ist, daß sich die Werte für OH 5 (Zinjanthropus boisei: 27.6 und 27.9) kaum von denen für PITHECANTHROPUS II und PITHECANTHROPUS IV (jeweils 28 mm) sowie vom Mittelwert für Gorilla (27 mm) unterscheiden, obwohl die Breitenmaße zum Teil erheblich voneinander abweichen.

Die Werte für die Breite der Fossa mandibularis erlauben es, die Gruppen besser voneinander zu trennen. Sie spiegeln gleichzeitig die jeweilige Mächtigkeit des Kauapparates bei Pongiden und Australopithecinen, besonders der "robusten" Variante, wie hier an OH 5 gezeigt, wider.

In die gleiche Richtung geht die Trennung der Gruppen bezüglich der Tiefe der Fossa. Auch hierin stehen sich Australopithecinen und Pongiden noch sehr nahe.

Tobias sieht in der Größe und Form der Fossa mandibularis gleichzeitig die Konturen des Processus condylaris widergespiegelt, die in Beziehung zu Zahngröße, Modus der Okklusion und Mastikation stehen. "In that event, the breadth and depth of the australopithecine fossa might be a function inter alia of the large mandibular tooth size which is characteristic of this groop, as it is of the pongids" (Tobias, 1967, S. 36).

4.7.5. Vergleichend-morphologische Betrachtungen zum Bau der Gelenkgrube von Biegert (1956)

In einer ausführlichen Arbeit auf vergleichend-morphologischer Basis hat sich Biegert mit dem Kiefergelenk der Primaten auseinandergesetzt. Er wendet sich darin gegen die Behauptung Weidenreichs (1943), daß es die besondere "Tiefe" der Gelenkgrube sei, die die Verhältnisse der Fossa mandibularis beim rezenten Menschen charakterisiere. Für ihn erhält die Fossa mandibularis ihre besondere Form durch die "sonderheitliche" Entwicklung, Haltung und Stellung des Tympanicum in Zusammenhang mit der ontogenetischen Spezialisierung des Neurocranium. Die "Tiefe" der Fossa sei durch die Gesamthaltung der Pars glenoidea, die spezielle Ausbildung des Gehörgangs und der Eminentia articularis bedingt. Sie sei von mehreren Entwicklungstendenzen abhängig, wobei die Kaufunktion nur eine davon repräsentiere.

Für die Eminentia articularis, die sich erst mit der Bezahnung bilde, seien deren Länge und Stellung von großer kaufunktioneller Bedeutung; deren Form dagegen sei weniger wichtig. Biegert verweist auf die gattungsmäßigen Unterschiede in den absoluten Dimensionen und im Verhalten der einzelnen Abschnitte der Gelenkpfanne, d.h. der Eminentia articularis und der Fossa glenoidalis zueinander.

Biegert wendet sich außerdem gegen die Bedeutung, die der Existenz eines Processus articularis posterior als trennendes Merkmal zwischen Pongiden und Hominiden zugesprochen wird. Er betont, daß auch diesbezüglich die Variabilität außerordentlich groß sei und daß sich der menschliche Processus postglenoidalis nicht so sehr von dem der Pongiden unterscheide. Beim rezenten Menschen komme es lediglich häufig zu einer Anlehnung und Verschmelzung des Processus postglenoidalis mit dem äußeren Gehörgang. Ein Processus postglenoidalis existiere aber auch beim rezenten Menschen, ein kongenitales Fehlen sei selten.

Biegert geht auch ausführlich auf die fossilen Vertreter der Hominidae ein. Die Gestaltung der Gelenkpfanne bei Paranthropus steht für ihn bezüglich der Größe der Gelenkfläche, der Tiefe der Gelenkgrube, der Gestaltung der Eminentia articularis und der Größe und Stellung des Processus postglenoidalis in guter Übereinstimmung mit der eines weiblichen Gorilla. Gegenüber dem durchschnittlichen Verhalten der Pongidae sei aber bei Paranthropus ein etwas steilerer Anstieg der Eminentia articularis und der Vorderwand des Gehörgangs zu verzeichnen. Letztere sei aber gegenüber den Verhältnissen beim weiblichen Gorilla

nicht besonders gekennzeichnet, unterscheide sich aber deutlich vom durchschnittlichen Verhalten beim rezenten Menschen. Gegenüber den Pongiden besitze Paranthropus eine tiefere Gelenkgrube, eine Tatsache, die aber an Bedeutung verliere, wenn man die beim weiblichen Gorilla betrachte. Allerdings lägen bei Paranthropus Kiefergelenk und Gehörgang weit mehr als bei den Pongiden unter dem Hirnschädel und der Gehörgang behalte - auch im Gegensatz zu diesen - seine horizontale Stellung während der Ontogenese bei.

Die laterale Schädelbasis der Australopithecinen sei morphologisch als eine Zwischenstufe zwischen den Pongiden (vor allem der weniger spezialisierten weiblichen Tiere) und dem Menschen anzusehen, wobei im Bereich des Kiefergelenkes die einzelnen Gruppen (zu denen die Exemplare Paranthropus und Plesianthropus zählen) verschieden weit fortgeschritten seien.

Die Regio temporomandibularis hat sich nach Biegert in der Species Homo erectus weiter in Richtung zum rezenten Menschen differenziert. Biegert widerspricht Weidenreich (1943), der bezüglich der besonderen Tiefe der Gelenkgrube darauf hingewiesen hat, daß sich Homo erectus mehr noch als der rezente Mensch von den Pongiden entfernt habe. Er verweist auf die außerordentliche Variabilität der Tiefe und sieht weder in der Höhe der Eminentia articularis noch in der Gehörgangsvorderwand die Verhältnisse bei SINANTHROPUS gegenüber denen des rezenten Menschen "sonderheitlich" gekennzeichnet.

Gegenüber Paranthropus aber sei die Vorderwand des Tympanalganges bei SINANTHROPUS wirklich hoch und steil. Die Winkelung

in sagittal-vertikaler Richtung zwischen Pars tympanica und Pars glenoidea sei stärker und nähere sich schon hominiden Verhältnissen. Eine freie Crista tympanica fehle aber noch. Die dachfirstartige Gestaltung sei noch ausgeprägt. Der Übergang zum rezenten Menschen bezüglich dieser Struktur sei fließend. Auch beim rezenten Menschen finde man solche röhrenförmigen Bildungen wenigstens noch angedeutet. In der Lage des Kiefergelenkes und der Stellung des Gehörganges in transversal-vertikaler Richtung entspreche SINANTHROPUS weitgehend rezent-menschlichen Verhältnissen.

Die Betonung und signifikante Bedeutung, die Weidenreich (1943) der besonderen Form des Tuberculum articulare und des Processus postglenoidalis zukommen läßt, weist Biegert mit dem Hinweis auf die enorme Variabilität beider Strukturen bei Pongiden und Hominiden ebenfalls zurück.

Die Regio temporomandibularis bei PITHECANTHROPUS II zeigt nach Biegert eine grundsätzliche Übereinstimmung mit SINANTHROPUS. Auch bei Modjokerto finde sich diese Region in ihrer Entwicklungsrichtung im Verlauf der Ontogenie in Übereinstimmung mit dem heutigen Menschen, sie habe aber die rezent-menschlichen Spezialisationen in vollem Ausmaß noch nicht erreicht.

Aus den verschiedenen Entwicklungstendenzen der Pars glenoidea (die in Zusammenhang mit dem Kauapparat steht) und der Pars tympanica (die weitgehend von der Differenzierung des Gehirns bestimmt wird), ergebe sich der besondere phyletisch-diagnostische Wert der Regio temporo-mandibularis. Biegert sieht folgende

größeren phylogenetischen Zusammenhänge dieser Region: Von Homo erectus bis zum rezenten Menschen habe eine individuell wechselnde, aber kontinuierliche Reduktion des knöchernen Gehörgangs in der Dicke und Länge der Wandung stattgefunden. Die zunehmende Drehung der Pars tympanica, d.h. die Winkelung der Pars tympanica gegen die Pars glenoidea in sagittal-vertikaler Richtung, führten im Verlauf der menschlichen Stammesgeschichte zur plattenähnlichen Ausbildung des Gehörgangs (seiner Vorderwand), wobei aber im Einzelfall Drehung und Reduzierung verschieden schnell erfolgten.

Kiefergelenk und Gehörgang wurden mit zunehmender Aufwölbung des Großhirns immer mehr unter den Gehirnschädel verlagert. "Diese Momente sind bestimmend dafür, daß der Gehörgang im Verlauf der menschlichen Ontogenese und Phylogenie eine immer waagrechtere Stellung einnimmt und zusammen mit der Drehung der Pars tympanica in sagittal-vertikaler Richtung zunehmend eine frontal gestellte Platte bildet, die die Gestaltung einer immer tiefer werdenden "Gelenkgrube" begünstigt und so den Processus postglenoidalis immer unscheinbarer werden läßt" (Biegert, 1956, S. 343).

Das Kiefergelenk verschmälere sich im Verlauf der menschlichen Stammesgeschichte und werde gleichzeitig immer mehr unter den Gehirnschädel verlagert, während die mediale Schädelbreite nach Biegert annähernd konstant bleiben soll.

Zusammenfassend stellt Biegert fest, daß sich der Mensch bezüglich des Kiefergelenkes nicht kennzeichnend von den Pongiden unterscheide und seine Aussonderung nur durch die mehr gewinkelte Stellung von Pars glenoidea und Pars tympanica erfolge,

welche auf die ontogenetisch zunehmende Abknickung zwischen Basioccipitale und Basisphenoid zurückgehe, während es bei den übrigen Simiae zu einer zunehmenden Streckung dieser Region in adultem Zustand komme. Es sei die "sonderheitliche" Stellung der menschlichen Schädelbasis durch die ontogenetische Spezialisierung des Neurocranium, die als wesentliche Ursache für die Formveränderung der menschlichen Regio temporomandibularis, vor allem aber für die große "Tiefe" der Gelenkgrube, verantwortlich zu machen seien.

4.7.6. Diskussion

Zur Fossa mandibularis beim rezenten Menschen existiert eine außerordentlich umfangreiche Literatur unterschiedlichster Disziplinen, nicht zuletzt deshalb, weil die Erhaltung der Kaufunktion von lebenswichtiger Bedeutung ist.

Die Fossa mandibularis ist während der Ontogenese erheblichen Veränderungen unterworfen, die allgemein bekannt sind und auf die hier nicht näher eingegangen werden muß. Daneben variiert die Fossa mandibularis in Abhängigkeit von Geschlecht, individueller Größe des Kauapparates, Bißfunktion, Art der Nahrung und Gebrauch der Zähne als Werkzeuge, um nur einiges zu nennen. Die Zahl der beeinflussenden Faktoren ist groß. Bisher sind längst nicht alle bekannt, zwischen ihnen bestehen äußerst komplexe Zusammenhänge und zahlreiche Möglichkeiten des Ausgleichs sind zu vermuten, um die Nahrungsaufnahme zu gewährleisten. Die Fossa mandibularis ist deshalb als ein äußerst "plastischer" Bereich anzusehen.

Die enorme Variabilität und Plastizität der Fossa mandibularis reduziert auch die Aussagemöglichkeiten, was den größeren Rahmen der menschlichen Stammesgeschichte angeht, erheblich. Es fehlen besonders im Bereich der stammesgeschichtlichen Entwicklung - aufgrund der unvollständigen Funde - klare, gesicherte Zusammenhänge zwischen Kauapparat und Schädelbasis. So ist es bisher nur möglich, die Form und mögliche Funktion der Fossa in einem sehr allgemeinen Zusammenhang zu verstehen. Detailliertere Zusammenhänge u. a. zwischen Unterkiefergröße, Unterkieferform, Knickungsverhältnissen der Schädelbasis, Größe der Bezahnung, Stärke und Raumanspruch der Kaumuskulatur einerseits sowie Form und Lage der Gelenkgrube an der Schädelbasis andererseits blieben ungeklärt. Auf Zusammenhänge zwischen Kauapparat und Schädelbasis, insbesondere bei nichtmenschlichen Primaten, haben Vogel (1966) und Engeling (1979) aufmerksam gemacht.

Außerdem lassen sich die Weichteile (z.B. Cartilago, Discus articularis) an fossilem Material nicht mehr rekonstruieren, so daß die Lage des Gelenkkopfes beispielsweise bei der ausgesprochen tiefen Fossa mandibularis bei PITHECANTHROPUS IV und die tatsächliche Neigung und Länge der Kondylenbahn bei Bewegungen des Unterkiefers ungeklärt bleiben. Auf die Problematik zu früh geäußerter weitreichender phylogenetischer Interpretationen ohne genauere Kenntnis der Variablen haben S. Molnar & Ward (1977) klärend hingewiesen.

Aufgrund einer reicheren Kenntnis über fossiles Material - wie es uns heute vorliegt - soll hier eine vorsichtige Erweiterung der Biegert'schen Ansätze versucht werden.

Der hohe Grad der Vertikalstellung des Tympanicum bei OH 9 und PITHECANTHROPUS IV sowie die bei beiden Exemplaren damit verbundene große "Tiefe" der Fossa mandibularis sprechen nach der Biegert'schen Hypothese für ein frühes Erreichen rezent-menschlicher Verhältnisse in dieser Hinsicht. Die Exemplare von East Rudolf schließen sich den genannten aufgrund ihres sehr ähnlich gestalteten Tympanicum eng an. Die Aufwölbung des Gehirns und die Knickungsverhältnisse an der Schädelbasis haben aber bei Homo erectus noch längst nicht rezent-menschlichen Standard erreicht, wie es die Vertikalstellung des Tympanicum zunächst vermuten läßt. Gerade bei den frühen Vertretern der Species Homo erectus zeigt sich, daß die evolutiven Veränderungen einen wesentlich komplizierteren Verlauf genommen haben, als es Biegert (1956) und davor schon Weidenreich (1943) noch gemutmaßt haben.

Bei der Durchsicht einer größeren Sammlung catarrhiner Primaten des Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt (Main), und bei ihrem Vergleich mit Exemplaren aus dem Bereich der menschlichen Stammesgeschichte fiel folgendes auf: Die Ausdehnung der Artikulationsfläche geschieht bei den Pongiden - bezogen auf die Ohr-Augen-Ebene - im wesentlichen in horizontaler Richtung, in der Gattung Homo dagegen in unterschiedlichem Grad in Richtung nach vorn kaudal, wie es die folgenden Abbildungen (Abb. 27a - g) zeigen. Die "grazilen" Australopithecinen und Vertreter des Homo habilis stehen annähernd zwischen beiden Gruppen.

Die mehr horizontale bzw. mehr vertikale Orientierung der Gleitbahn des Unterkiefers zeigt sich eng mit den Lageverhältnissen

von Gesichts- und Gehirnschädel verknüpft. Die Richtung der Kondylenbahn entspricht der Orientierung zwischen Gehirn- und Gesichtsschädel, d.h. der Richtung der Kraftableitung bei Kieferschluß. Die Richtung der Kondylenbahn entspricht gleichzeitig der Hauptwirkungsrichtung des M. temporalis, dem beim Kieferschluß eine besondere Bedeutung zukommt (man beachte die unterschiedliche Lage des M. temporalis bei lang- und kurzschnauzigen Gorillas!).

Die "grazilen" Australopithecinen, mehr aber noch Homo habilis, nehmen bezüglich der Richtung der Gleitbahn als auch der Orientierung von Gehirn- und Gesichtsschädel zueinander eine Mittelstellung zwischen den Pongiden und Homo erectus ein. Bei den "robusten" Australopithecinen hat die enorme Entfaltung des Kauapparates in vertikaler Richtung zu einer Orientierung der Vorderwand der Fossa mandibularis in mehr vertikaler Richtung und außerdem zu einem stärker hervortretenden Tuberculum articulare geführt. Bezüglich der Steilstellung des Tympanicum zeigen diverse Exemplare "robuster" Australopithecinen (z.B. KNM-ER 406) eine dem Homo sapiens parallele Entwicklung (Abb. 27 c).

Die steilere Stellung des Tuberculum articulare führt bei Öffnung der Kiefer die Zahnreihen auf kurzem Weg auseinander, ohne daß gleichzeitig eine stärkere Verschiebung in sagittaler Richtung erforderlich ist. Dies hat eine besondere Bedeutung bei mahlender Nahrungszerkleinerung, worin in der Gattung Australopithecus, besonders den "robusten" Australopithecinen, auch die Zähne eine spezielle Anpassung erfahren haben.

Neben der mit der Kautätigkeit zusammenhängenden Funktion des Tuberculum articulare kommt diesem Teil auch eine Beteiligung bei der Artikulation (Sprachbildung) zu: "Außerdem wird das Kieferköpfchen aus der Pfanne gehoben und kommt aus seinem mehr oder weniger stabilen Gleichgewicht, was für schnell ablaufende, fein nuancierte Leerbewegungen des Unterkiefers, z.B. beim Sprechen und Singen, von großem Vorteil ist (...)" schreibt Rauber-Kopsch (1968, S. 511) für den rezenten Menschen.

Die mehr kaudal orientierte Gleitbahn des Kieferköpfchens verhindert gleichzeitig, daß sich die Kiefer in sagittaler Richtung zu weit voneinander entfernen und erlaubt dadurch - bei Ausnutzung der Schwerkraft und nur leichter Öffnung des Mundraumes -, daß die für die Lautformung wichtigen Lippen auf annähernd gleicher Höhe aktionsfähig bleiben können.

Laitman (1977, 1979) kommt nach vergleichenden Untersuchungen an der Schädelbasis rezenter Pongiden und Australopithecinen zu der Überzeugung, daß Sts. 5 ein in Struktur und Funktion ähnliches Respirationssystem hatte wie die heute lebenden Pongiden: "The relatively high positon of the larynx in Sterkfontein 5 would have greatly restricted the supralaryngeal portion of the pharynx. This would have markedly reduced the area available for the modification of sounds produced at the vocal folds (fundamental frequencies) as it does in extant nonhuman primates. The range of vocalization of Sterkfontein 5 was thus probably not much greater than that shown by present day pongids" (Laitman, 1979, S. 3o).

Ohne die Argumentation Laitmans als zwingenden Beweis anzusehen, könnte gegen einen vergleichbar intensiven Sprachgebrauch bei Australopithecinen wie beim rezenten Menschen auch ein anderes Argument sprechen, nämlich die für die Gattung Australopithecus und für Homo habilis schon diskutierte unausgewogene Lagerung des Schädels auf der Wirbelsäule mit einer Kondylen-Querachse vor dem Processus mastoideus. Die weniger gut kontrollierte Haltung des Schädels auf der Wirbelsäule könnte möglicherweise bewirkt haben, daß zusätzlich die ventrale Muskulatur des Halses und Kopfes zur Stabilisierung und Fixierung eingesetzt werden mußte, was evtl. einem ausgiebigerem Sprachgebrauch entgegenstand. Auch die mehr horizontal gelagerte Gleitbahn des Unterkiefer-Köpfchens und die wenig konvexe Entwicklung des Tuberculum articulare sprechen gegen eine vergleichbar differenzierte Lautbildung, bes. Sprachentwicklung, wie sie der rezente Mensch vorweist. Auf die Problematik der Entwicklungshöhe des Gehirns soll hier nicht eingegangen werden.

Nun seien noch einige Bemerkungen zur metrischen Erfassung der Fossa mandibularis von Tobias (1967) und Weidenreich (1943) erlaubt: "It is difficult to express its dimensions metrically, because of the absence of clearly defined landmarks", schreibt Tobias (1967, S. 35). Bei Weidenreich sind dazu folgende Ausführungen zu lesen:"It is, however, impossible to describe the most characteristic features of this area in terms of measurements. A sagittal craniogram, from the ultimate anterior end of the articular facet through the deepest part of the fossa to the highest point of the petrous crest and behind it through the foramen stylo-mastoideum and along the medial surface of the mastoid process (...) shows better than any measurement the

sectional view of the entire region in question, particularly when compared with the corresponding diagram of modern man (...). If we define the fossa mandibularis as the entire indentation between the deepest point of the articular tubercle (anterior wall) and the deepest point of the tympanic plate (posterior wall), it is very deep and narrow" (Weidenreich, 1951, S. 272-273).

In der Beurteilung der Fossa mandibularis ließ Weidenreich - wie bereits erwähnt - der "Tiefe" der Fossa eine besondere Bedeutung zukommen. Die Tiefe der Fossa ist zum einen abhängig von der Neigung der Vorderwand der Fossa und ihrer Stellung zum Planum praeglenoidale, zum anderen von der Stellung und Größe des vorderen tympanalen Gehörgangs. Bei Weidenreich, der die Tiefe der Fossa über der Verbindungslinie Tuberculum articulare und Crista petrosa bzw. Processus postglenoidalis mißt, beeinflussen Größe und Neigung des Tympanicum die Werte deutlich.

Die Fossa mandibularis der Pongiden wird - im Gegensatz zum rezenten Menschen - durch einen in seinen Dimensionen außerordentlich stark variierenden Processus postglenoidalis abgegrenzt. Der sehr unterschiedlich gestaltete Processus postglenoidalis der Pongiden, beeinflußt nicht nur das Maß für die Tiefe, sondern auch für die Länge der Fossa mandibularis; er liegt in sagittaler Richtung deutlich vor der Crista petrosa. Weidenreich benutzt zur Festlegung des hinteren Endes der Meßstrecke zwei verschiedene Strukturen mit unterschiedlicher sagittaler und sehr divergierender vertikaler Lage.

Eine Meßwertgewinnung nach Weidenreichs Muster wird besonders problematisch bei Exemplaren, die eine Zwischenstellung in der Anordnung der genannten Strukturen einnehmen, wie hier am Beispiel von OH 5 und Sts. 5 gezeigt werden soll.

Der Processus postglenoidalis ist bei OH 5 mäßig stark entwickelt. Er erreicht - in der Ohr-Augen-Ebene betrachtet - nach unten zu nicht den Boden des äußeren Gehörgangs. Eine Crista petrosa (als Teil der Vagina processus styloidei) ist nur im medialen Teil des tympanalen Gehörgangs entwickelt. Die Gelenkgrube findet bei diesem Exemplar augenscheinlich auch nicht ihren Abschluß mit dem Processus postglenoidalis. Der tympanale Gehörgang hat - jedenfalls im lateralen Teil - nahezu horizontale Lage.

Ähnliches gilt für Sts. 5. Die Gelenkgrube findet lateral ihren Abschluß mit einem kräftigen Processus postglenoidalis, medial und mehr nach innen versetzt, mit einer deutlich aufgerichteten Crista petrosa.

Der Vorschlag Biegert's (1956), sich bei der Bestimmung der Dimensionen der Fossa mandibularis auf die Kauflächenebene zu beziehen (oder evtl. sogar auf die Molarenebene, wie es Vogel, 1966, und Engeling, 1979, tun) würde eher vergleichbare Verhältnisse schaffen und würde den funktionsorientierten Verhältnissen dieser Region auch eher gerecht. Bei Anwendung dieser Methode unterscheiden sich nach Biegert die von ihm verglichenen Species weit weniger stark als nach der Methode Weidenreichs.

4.7.7. Zusammenfassung

Eine Beteiligung der eigentlichen "Fossa" an der sagittalen Gesamtausdehnung der Gelenkfläche (i.e. der artikulierenden Flächen) ist bei den Prognathen relativ gering (1/4 - 1/3). Der größere Teil der Gelenkfläche (3/4 - 2/3) bildet ein mehr oder minder ausgebildetes "Planum", das sich an die Gelenkgrube nach vorn zu anschließt und zur Kauflächenebene im allgemeinen wenig stark geneigt ist.

Bei Homo sapiens dagegen beteiligt sich der größere Teil (2/3 - 3/4) der Gelenkfläche an der Gelenkgrube, wenn, wie bei den Prognathen, die Kauflächenebene zugrundegelegt wird. Die Vorderwand der Fossa mandibularis ist dabei mit unterschiedlichen Graden gegen die Kauflächenebene geneigt. Die Bedeutung dieser veränderten Neigung ist bereits diskutiert worden.

In der Neigung der Vorderwand der Fossa gegen die Kaufläche, die sich bei den unvollständigen Exemplaren nur annähernd bestimmen und grob vergleichen läßt, stimmen die Exemplare von Homo erectus mit dem auch bei Homo sapiens vorzufindenden Muster annähernd überein. Die "grazilen" Australopithecinen und Homo habilis nehmen hierzu eine Zwischenstellung unterschiedlichen Grades ein. Sts. 5 steht darin den Prognathen noch sehr nahe, Stw 24, KNM-ER 1501 und KNM-ER 1813 zeigen sich hingegen weiter in Richtung Homo entwickelt.

Die "robusten"Australopithecinen mit ihrem enorm nach kaudal entwickelten Kauapparat zeigen eine dem entsprechende Gestaltung. Die Vorderwand der Fossa ist stärker als bei den "grazilen"

Individuen gegen die Kauflächenebene geneigt (KNM-ER 406, OH 5). Dies beruht darauf, daß durch die in bevorzugt kaudaler Richtung erfolgte Kieferentfaltung (und weitgehende Anpassung an mahlende Nahrungszerkleinerung) der Unterkiefer mehr von unten als von vorn an die Schädelbasis herangeführt wird. Die enorme Größe des Unterkiefers der Australopithecinen äußert sich in der aussergewöhnlichen Breite der Artikulationsfläche und durch ihre mehr transversale Orientierung an der Basis.

Homo erectus zeigt eine Orientierung der Vorderwand der Fossa, die mit dem rezenten Menschen vergleichbar ist. In der Gestaltung der Eminentia articularis unterscheiden sie sich deutlich. Bei Homo erectus findet sich eine bevorzugt konkav gestaltete Kondylengleichbahn. Die Möglichkeit, daß eine mehr konvexe Kondylengleitbahn, wie sie bei Homo sapiens anzutreffen ist, auch anderen funktionellen Ansprüchen gerecht wird, wie z.B. einer höheren Beweglichkeit des Unterkiefers beim Sprechen, soll hier nur kurz angedeutet werden.

Mit der im Rahmen der menschlichen Stammesgeschichte ablaufenden zunehmenden Verlagerung des Gesichtsschädels unter den Hirnschädel ist eine stärkere Neigung der Vorderwand der Fossa mandibularis nach kaudal verbunden. Diese größere Steilstellung gibt einen direkten Hinweis auf die Orientierung von Gesichts- und Hirnschädel zueinander; dem Grad der Steilstellung entspricht annähernd die Hauptwirkungsrichtung des M. temporalis.

Eine besonders steile Stellung der Vorderwand findet sich bei den "robusten" Australopithecinen, bei Homo erectus und Homo sapiens. Bei den "robusten"Australopithecinen erklärt sich diese daraus, daß eine Vergrößerung des Kiefers aufgrund der ungünstigen He-

belarmverhältnisse im Nackenbereich nur nach kaudal erfolgen konnte.

In der Gattung Homo ist sie dagegen in Zusammenhang mit der Reduzierung des Kieferapparates und seiner zunehmenden Verlagerung unter den Hirnschädel zu sehen. In diesem Genus schuf die zunehmend steilere Stellung der Kondylengleitbahn für einen extensiven Gebrauch der Sprache bessere Verhältnisse.

Auf die Veränderungen, denen die Hinterwand der Fossa mandibularis im Verlauf der menschlichen Stammesgeschichte unterworfen war, wird im folgenden Kapitel eingegangen.

4.8. Tympanicum und Petrosum

4.8.1. Einführung

Bei PITHECANTHROPUS IV sind von der Zerstörung der mittleren Schädelbasis neben dem Clivus besonders die beiden Petrosa betroffen. Beiderseits fehlen die medialen Teile, so daß sich die Richtung ihrer Längsachsen - auch aufgrund der gleichzeitigen starken Verschiebung und Komprimierung der Basis in diesem Bereich - nicht mehr exakt bestimmen läßt. So muß sich auch der Vergleich auf die vorhandenen Teile im wesentlichen beschränken.

Einige Partien dieser Region stehen in engem Zusammenhang mit der Fossa mandibularis. Sie wurden bereits im vorangegangenen Kapitel erwähnt bzw. sie erfahren hier nochmals eine kurze Wiederholung.

4.8.2. Tympanicum und Petrosum bei den chinesischen Vertretern des Homo erectus

Die ausführlichste Beschreibung der Strukturen für diesen fossilen Bereich des Menschen verdanken wir wiederum Weidenreich (1943). Nach Weidenreich unterscheidet sich das Tympanicum bei SINANTHROPUS von dem des rezenten Menschen in Position, Form und Dicke. Bezüglich der Position des Tympanicum finden sich nach Weidenreich Unterschiede bezüglich seiner Orientierung, und zwar betreffs des Auriculare und der Basis des Zygomicum, der Horizontale der Schädelbasis und bezüglich des Winkels, den die transversale Achse mit der Pyramidenachse bildet.

Bei allen Exemplaren des SINANTHROPUS bildet die Crista zygomatica, so Weidenreich (1943), ein weit überhängendes Dach über den Porus acusticus externus mit einer Distanz zwischen 1o - 15 mm. Bei Homo sapiens sei diese Distanz wesentlich geringer, bei den Pongiden lägen diesbezüglich unterschiedliche Verhältnisse vor. Pongo zeige ähnliche Bedingungen wie SINANTHROPUS! Pan entspreche etwa dem rezenten Menschen. Bei Gorilla liege der Porus oft noch lateraler als die Crista zygomatica.

Mit der Lage des Tympanicum bezüglich der Horizontale der Schädelbasis spricht Weidenreich die Art an, wie sich das Tympanicum über das Petrosum legt. Bei Homo sapiens zeige das Tympanicum eine vertikale Stellung; es decke den frontalen Teil des Petrosum und bilde die hintere Wand der Fossa mandibularis. Die Pongiden zeigten ein differierendes Verhalten. Bei Pan sei das Tympanicum horizontal zwischen der Fissura glaseri und Pars mastoidea eingelagert. Orang und Gorilla stünden dem rezenten Menschen näher; das Tympanicum sei schmäler und zeige sich im hinteren Teil inkliniert. SINANTHROPUS stehe in dieser Hinsicht der Orientierung zwischen Homo sapiens und Pan und zeige Ähnlichkeiten zu Orang und Gorilla.

Bezüglich der Form des Tympanicum weist Weidenreich einleitend auf die große Variabilität bei Homo sapiens hin. Bei SINANTHROPUS sei das Tympanicum in transversaler Richtung kürzer als bei den Anthropoiden. Seine Oberfläche sei flach oder konvex und entspreche so etwa dem Bild bei Anthropoiden. Bei Homo sapiens dagegen sei die Oberfläche konkav und stimme mit der Wölbung der Fossa mandibularis überein.

Die enorme Dicke des Tympanicum bei SINANTHROPUS führe zur Verrundung aller Kanten und Grenzen. Bei Homo sapiens sei das Tympanicum lediglich an seiner freien Grenze und besonders an der Umrandung des Porus verdickt (z. T. durch Hyperostosis). Als Besonderheit bei SINANTHROPUS III führt Weidenreich die Existenz eines Foramen Huschke an.

Bezüglich der Form der Ohröffnung weist Weidenreich auf eine beträchtliche Variabilität bei SINANTHROPUS hin. SINANTHROPUS zeige sowohl horizontalelliptische als auch vertikalelliptische und runde Ohröffnungen. Bei Homo sapiens trete die vertikalelliptische Öffnung am häufigsten auf. Dagegen fände sich bei den Pongiden eine vergleichbare Variabilität wie bei SINANTHROPUS mit runden, horizontal- und vertikalelliptischen Öffnungen. PITHECANTHROPUS zeige die gleiche Variation, nämlich eine leicht horizontalelliptische Öffnung bei PITHECANTHROPUS II und eine vertikalelliptische bei PITHECANTHROPUS IV.

Die Größe der Ohröffnung sei bei Anthropoiden gering, bei SINANTHROPUS und Homo sapiens nehme sie im Vergleich zu diesen allgemein zu.

Das Petrosum sei bei SINANTHROPUS wie beim rezenten Menschen im lateralen Teil der unteren Oberfläche durch das Tympanicum bedeckt. Durch die mehr horizontale Lage des Tympanicum sei aber vom Petrosum weniger freigelegt als beim rezenten Menschen mit mehr vertikaler Lage des Tympanicum. Die Oberfläche des Petrosum zeige bei SINANTHROPUS, besonders im Bereich des Apex, ein glatteres und weniger perforiertes Aussehen als beim rezenten Menschen. Auch bei den Anthropoiden sei die basale Oberfläche glatt und der Knochen mehr massiv.

Die Achse zwischen Tympanicum und Petrosum zeige eine zunehmende Winkelung in der "Reihe" von Homo sapiens über SINANTHROPUS zu den Anthropoiden. Den Grund für diesen Unterschied sieht Weidenreich in einer Änderung der Richtung der Pyramidenachse, die sich aus einer mehr sagittalen Richtung bei den Anthropoiden in eine mehr vertikale bei Homo sapiens verschiebe.

Bei Homo sapiens stelle die Crista petrosa (Crista tympanica) eine dünne, blattartige Kante dar, die nahe dem Porus beginne und nahe der vorderen Grenze des Canalis caroticus ende. Bei SINANTHROPUS dagegen beginne die Crista petrosa unmittelbar medial vom lateralen Porusrand, erhebe sich medialwärts zu einer Spina cristae petrosae, und forme jenseits von ihr einen riffartigen Rand gegen die Incisura jugularis und den Canalis caroticus. Die Crista petrosa sei durch ihre besondere Dicke, die Spina durch ihr Herausragen charakterisiert. Die Spina nehme denselben Platz ein wie der Processus styloideus.

Bei den Weidenreich bekannten Exemplaren des SINANTHROPUS ist der Processus styloideus nicht erhalten. Die Spina cristae petrosae unterscheide sich ganz deutlich von den Verhältnissen beim rezenten Menschen. Sie sei eine pyramidenähnliche Elevation des Tympanicum. Die Spina liege weiter medial, sie nehme nicht den gleichen Platz wie beim heutigen Menschen ein. SINANTHROPUS V zeige eine schmale Rinne am hinteren Abhang der Spina, die in einem kleinen Foramen, das medial vom Foramen stylomastoideum liege, ende. Bei SINANTHROPUS III sei eine Rinne, aber kein Foramen entwickelt.

Die Anthropoiden zeigen nach Weidenreich eine spina-ähnliche Elevation. Die Spina erscheine aber unabhängig vom Processus styloideus. Ein Foramen sei lateral der Spina (Gorilla) oder seitlich (Pan) entwickelt. Das Styloid komme nicht in enge Verbindung zur Spina; es gebe bei den Anthropoiden keine Vaginabildung wie beim rezenten Menschen. SINANTHROPUS repräsentiert nach Weidenreich bezüglich des Styloids ein ähnlich primitives Stadium wie Gorilla, bei dem der stylohyale Teil des Processus styloideus nicht ossifiziert oder mit dem tympanohyalen Teil nicht ancylosiert und somit auch nicht erhalten sei.

Am medialen vorderen Ende des Tympanicum und am Eingang des Canalis musculotubarius liege ein kräftiger Processus infratubarius (Weidenreichs ursprüngliche Bezeichnung war Proc. supratubarius), der in seiner besonderen Ausprägung auch charakteristisch für die Anthropoiden, bei Homo sapiens jedoch reduziert sei.

Das Foramen caroticum sei bei SINANTHROPUS kleiner als bei Homo sapiens, in seiner Position aber annähernd gleich. Die Fossa jugularis zeige sich beim Exemplar III in einer dem rezenten Menschen vergleichbaren Größe. Bei den übrigen Funden sei es kleiner.

4.8.3. Tympanicum und Petrosum in der Gattung Australopithecus

Die ausführlichste Beschreibung des Tympanicum und Petrosum für die Gattung Australopithecus findet sich wiederum bei Tobias (1967). Tobias stützt sich beim Vergleich im wesentlichen auf die Arbeiten Weidenreichs (1943, 1951).

Im Gegensatz zu SINANTHROPUS wird bei OH 5 (Zinjanthropus boisei, A. boisei) der laterale Rand des Porus acusticus externus nur wenig von der Crista supramastoidea überdacht.

Die Lage des Tympanicum bei OH 5 beschreibt Tobias als nahezu vertikal. "This inferior margin is a free petrous crest in its medial half, while its lateral half comes into direct contact with the mastoid process" (Tobias, 1967, S. 3o). Aufgrund der mehr vertikalen Lage des Tympanicum sieht Tobias OH 5 hierin dem rezenten Menschen näherstehend an als den Pongiden.

In den Dimensionen des Tympanicum stehe OH 5 dem SINANTHROPUS näher als den Pongiden. In seiner Form sei das Tympanicum bei OH 5 in beiden Hauptrichtungen konkav und bilde die Hinterwand der Fossa mandibularis. Tobias beschäftigt sich sehr ausführlich mit den Dickenverhältnissen des Tympanicum. Er hebt hervor, daß eine beachtliche Dicke am lateralen und am oberen (hinteren) und vorderen (unteren) Ende existiere, während der Boden relativ dünn sei. Das Tympanicum von OH 5 zeige sich dem Exemplar MLD 37/38 sehr ähnlich. OH 5 besitze weiterhin einen prominent entwickelten Processus vaginalis, obwohl, wie bei SINANTHROPUS, ein Processus styloideus selbst nicht vorhanden sei.

Die Form des Porus acusticus externus ist bei OH 5 vertikal-elliptisch, mit einer leicht nach schräg hinten geneigten Achse. Sie ähnele damit der beim rezenten Menschen am häufigsten vorkommenden Form.

Nach Tobias liegen Petrosum und Tympanicum bei OH 5, ähnlich wie für SINANTHROPUS beschrieben, fast in gleicher Richtung

und bilden einen Winkel von lediglich 3o ° (links) und 35 ° (rechts) miteinander. Dieser Wert treffe etwa auch auf Sts. VIII, MLD 37/38 und einige Swartkrans-Individuen zu und nähere sich den für SINANTHROPUS beschriebenen Verhältnissen. Das Exemplar weiche darin gleichzeitig von den Pongiden, die eine starke Abknickung zeigten, ab. Diese Veränderungen würden ebenfalls im Winkel zwischen der Mediansagittalen und der Pyramide widergespiegelt. Auch darin stehe OH 5 dem SINANTHROPUS und dem rezenten Menschen sehr nahe. Die enorme inter- und intraspezifische Variabilität bezüglich dieses Winkels bringt Tobias mit dem unterschiedlichen Grad der Prognathie in Zusammenhang. Mit dem Rückgang der Prognathie vergrößere sich der petromediane Winkel. Die Änderung der Richtung der Pyramidenachse sei gleichzeitig mit einer gewissen Verkürzung der Pyramide verbunden und als Teil der generellen Verkürzung der Schädelbasis, besonders ihres sphenooccipitalen Teils, im Verlauf der Hominidenevolution anzusehen.

4.8.4. Vergleichend-morphologische Betrachtungen von Biegert (1956)

Biegert hat sich in Zusammenhang mit dem Bau der Fossa mandibularis auch eingehend mit der Gehörgangsregion befaßt. "Während bei den Pongidae und Hylobatidae der tympanale Gehörgang (das Dach wird von der Superfizies meatus des Squamosum gebildet) halbröhren oder dachfirstähnlich gestaltet ist, kommt es beim rezenten Menschen schon bald nach dem Durchbruch der ersten Zähne individuell wechselnd zu einer immer ausgeprägteren plattenähnlichen Konfiguration des Tympanicum. Der ursprüng-

lich aborale Rand der Pars tympanica löst sich zunehmend von der Pars mastoidea und wird zu einer freien, scharfen, nach ventral ragenden Crista tympanica (Weidenreich, 1943), während der orale Rand zusammen mit der Fossa glenoidalis gegenüber der ba-n-Ebene dorsal wandert" (Biegert, 1956, S. 273).

Eine derart gerichtete Drehung der Pars tympanica um eine transversale Achse im Verlauf der Ontogenie findet sich nach Biegert nur beim Menschen. Bei den Pongiden behielten der vordere und hintere Rand des Gehörgangs viel weitgehender ihre ursprüngliche Lage bei. Bei den dachfirstähnlichen Formen des tympanalen Gehörgangs mit einer von medial nach lateral durchlaufenden Leiste, wie man sie vor allem beim Gorilla finden könne, handele es sich um eine "falsche" Crista tympanica, die nicht als Folge einer Drehung der ganzen Pars tympanica zu werten sei.

Das Tympanicum des adulten Menschen rage im allgemeinen als eine frontalgestellte Platte hinter dem Kiefergelenk auf. Im Bereich des Processus styloideus sei sie nach vorne gewölbt, während sie im lateralen Abschnitt in vielen Fällen - wenigstens andeutungsweise - einen mehr halbröhrenförmigen Eindruck mache.

Biegert schreibt weiter hierzu: "Infolge der Drehung der Pars tympanica im Verlauf der Ontogenie und der beim Menschen wenig ausgebildeten Pneumatisierung der Pauken- und ihrer unmittelbaren Nebenhöhlen ist das Tympanicum an seiner Vereinigungsstelle mit der Pars petrosa durch eine abgesetzte, gratförmige Crista petrosa ausgezeichnet, die vorne in einen meist kleinen, nicht geblähten Proc. styliformis ausläuft: Nach außen geht diese Kante unmittelbar in die Crista tympanica über, die jetzt infolge

der ontogenetischen Drehung, den ursprünglich aboralen Rand des Tympanicum darstellt. Crista petrosa und Crista tympanica haben als unterschiedliche Bezeichnungen rein descriptiven Wert. Beide gehen im Bereich der zungenförmigen Vagina proc. styloidei ohne Grenze ineinander über" Biegert, 1956, S. 276).

Biegert geht auch in dieser Hinsicht auf die fossilen Hominiden sehr ausführlich ein. Wie bereits erwähnt, erkennt Biegert bei Paranthropus einen gegenüber dem durchschnittlichen Verhalten der Pongidae etwas steileren Anstieg der Eminentia articularis und der Vorderwand des Gehörgangs. Im Gegensatz zu den Pongiden behalte der Gehörgang bei Paranthropus seine horizontale Lage von innen nach außen annähernd bei. Das Kiefergelenk und der Gehörgang seien viel weitgehender als bei den Pongidae unter dem Hirnschädel gelegen. Die Länge des tympanalen Gehörgangs in transversaler Richtung sei mit dem der Pongidae zu vergleichen, während er bei Plesianthropus relativ kürzer sei und besser mit rezentmenschlichen Verhältnissen übereinstimme.

Bei allen Hominidae finde man in frühontogenetischen Stadien, daß die noch rundlich-spindelförmig gewölbte Pars petrosa das Basioccipitale in ventraler Richtung überrage. Das Tympanicum sei als hufeisenförmiger Ring ausgebildet und mit der Pars petrosa noch nicht verwachsen.

Zum Kind von Modjokerto stellt Biegert fest, daß die Gestaltung des tympanalen Gehörgangs nicht dem durchschnittlichen Verhalten des rezenten Menschen entspräche, weil seine Form mehr tubulusähnlich (die Ossifikation also gleichmäßiger erfolge), die Drehung der Pars tympanica gegenüber der Pars glenoidea gering und eine freie Crista nicht andeutungsweise zu erkennen sei.

Ein Vergleich zu PITHECANTHROPUS II führt Biegert zu dem Schluß, daß Modjokerto eine jugendliche Form der Pithecanthropus-Gruppe darstelle.

Gegenüber Paranthropus sei die Vorderwand des tympanalen Gehörgangs bei SINANTHROPUS wirklich hoch und steil. Die Winkelung in sagittal-vertikaler Richtung zur Pars glenoidea sei stärker und nähere sich schon rezent-menschlichen Verhältnissen. Allerdings fehle die freie Crista tympanica; die dachfirstartige Gestaltung sei noch ausgeprägt. Der Übergang zum rezenten Menschen sei aber fließend, denn auch bei ihm fänden sich, zumindest angedeutet, zuweilen noch derartige mehr röhrenförmige Bildungen. PITHECANTHROPUS II befinde sich in grundsätzlicher Übereinstimmung mit SINANTHROPUS.

Die Ausbildung des Tympanicum im Verlauf der menschlichen Phylogenie faßt Biegert folgendermaßen zusammen:

1. Es sei bei großer individueller Variabilität eine wechselnde, aber kontinuierliche Reduzierung des knöchernen Gehörgangs in Länge und Dicke der Wand zu beobachten,
2. ferner sei eine zunehmende Winkelung zwischen Pars tympanica und Pars glenoidea in sagittal-vertikaler Richtung festzustellen.

Beide Momente führten im Verlauf der menschlichen Phylogenie zu einer plattenähnlichen Ausbildung des Gehörgangs, wobei im Einzelfall Drehung und Reduzierung verschieden schnell erfolgten.

3. Kiefergelenk und Gehörgang würden immer mehr unter den Hirnschädel verlagert. Durch die phylogenetische Zunahme der Großhirnhemisphären komme es immer mehr zu einer Einebnung der Schädelbasis in der Verbindung von Auriculare zu Auriculare.

4.8.5. Vergleichend-morphologische Betrachtungen von Vogel (1966) und Engeling (1979)

Vogel (1966) hat in seinen morphologischen Studien am Gesichtsschädel catarrhiner Primaten auch die Regio temporo-mandibularis als einen der Funktionskomplexe des Gesichtsschädels bearbeitet. Vogel sieht in der Regio temporo-mandibularis einen empfindlichen Anzeiger für Veränderungen zwischen Kauapparat und Hirnschädel, da sie das Kopplungselement und die "Pufferzone" zwischen beiden herstelle. "Aus der gegenseitigen Unabhängigkeit in der Variabilität von Os tribasilare und Kiefergelenk müssen sich erhebliche gegenseitige Lagedifferenzen ergeben. Derartige Verschiebungen geschehen an einem 'Füllmaterial', welches gleichzeitig die Verbindung zwischen beiden Teilen aufrecht erhält und einen Ausgleich schaffen muß. Als dieses 'Füllmaterial' ist die Pyramide anzusprechen. Ihre Gestalt ist weniger von einer eigenständigen speziellen Funktion abhängig (.) als vielmehr von dem Raum, der ihr u. a. von den beiden entscheidenden Elementen, dem Os tribasilare und dem Kiefergelenk zur Verfügung gestellt wird" (Vogel, 1966, S. 14o).

Eine lagelabile Formation in diesem Zusammenhang stellt nach Vogel auch der Meatus acusticus dar, dessen Aufgabe darin bestehe, den lateralen Rand des Schädelgrundes zu erreichen. Seine Stellung, Richtung und Länge würden bestimmt durch die gegenseitige Lage von Kiefergelenk und zentraler Schädelbasis. Dies gelte sowohl für die Länge, die sich dem Grad der transversalen Auswärtslagerung des Kiefergelenkes anpasse, als auch für seine Richtung, "wobei die sagittale Lage des medialen Abschnittes der Pars tympanica des Os temporale durch Konstruktionselemente

des Hirnschädelkomplexes (occipitale Region um das Foramen occipitale magnum, insbes. durch den Processus jugularis), die Lage des lateralen Porus acusticus externus dagegen von der Lage des Kiefergelenkes, also vom Kauapparat abhängig ist. Der Meatus acusticus bildet so gewissermaßen eine Achse, die sich medial dem Processus jugularis nach vorn, lateral dem Kiefergelenk (Processus articularis posterior) mehr oder weniger eng von hinten anlegt. Diese beiden Fixierungspunkte können sich unabhängig gegeneinander erheblich verschieben. Entsprechend ändert sich die Richtung der Längsachse des Meatus acusticus. In der vertikalen Dimension orientiert sich die Lage und Richtung des Meatus eindeutig am Hirnschädelboden und bleibt weitgehend unabhängig vom Kiefergelenk" (Vogel, 1966, S. 141).

Der Meatus acusticus ist nach Vogel ein besonders feiner Anzeiger der gegenseitigen Lageverhältnisse von Kiefergelenk und Foramen occipitale magnum. Im lateralen Abschnitt lege er sich dem Kiefergelenk, genauer gesagt, dem Processus articularis posterior von hinten eng an. Im medialen Abschnitt treffe die Pars tympanica zusammen mit der Pars petrosa und Pars mastoidea auf den in gleicher Richtung vom Condylus kommenden aufgewölbten Processus jugularis.

Vogel betrachtet den Processus jugularis als Teil der statisch-mechanischen Konstruktion zwischen der occipitalen Schädelregion und der Wirbelsäule, und zwar als Übertragungspfeiler für angreifende Kräfte zu lateralen Schädelbasis. Aus der Lage und Richtungskonstanz zwischen Condylus und Processus jugularis erklärt sich Vogel die Fixierung der genannten übrigen

Teile (Pars petromastoidea und Pars tympanica) an den Treffpunkt mit dem Processus jugularis. "In diesem Punkt ist der Hinterrand des medialen Endes des Meatus acusticus gewissermaßen angeheftet, und um diesen Fixpunkt erfolgt je nach der relativen Lage des Kiefergelenkes eine Schwingung oder Drehung des Meatus acusticus (...). Seine Richtung ist daher ein deutlicher Anzeiger der gegenseitigen Lage von Kiefergelenk und Foramen occipitale magnum" (Vogel, 1966, S. 153).

Der Winkel, den der Meatus acusticus mit der Pyramidenachse in der Basalansicht bildet, ist nach Vogel vorwiegend vom gegenseitigen Lageverhältnis des Kiefergelenkes zum Foramen occipitale magnum abhängig. Dabei ist der Winkel besonders gestreckt, wenn das Basion in Relation zum Kiefergelnk weit vorn liegt, was entweder auf eine Basisverkürzung, auf einen langen Zahnbogen oder auf eine Kombination beider zurückzuführen ist.

Vogel faßt abschließend nochmals zusammen, daß Kiefergelenk und Os tribasilare unabhängig voneinander variieren und daß es zu äußerst komplizierten Wechselwirkungen zwischen beiden kommt. "Es sind hierfür zwei voneinander unabhängige Faktorenkomplexe verantwortlich: 1. Die sagittale Entfernung des Kiefergelenkes vom Zahnbogen, die in enger Beziehung zur Zahnbogenlänge steht: je länger der letztere, desto größer die Distanz vom Zahnbogenhinterrand zum Kiefergelenk. 2. sagittale Lage des Basion zum Zahnbogen, die sich unabhängig von dessen Länge aus der Länge der pharyngealen Schädelbasis bei Projektion auf die Zahnbogenebene ergibt. Diese projektivische Länge wiederum wird bestimmt vom Grad der präbasialen Kieferdeklination und

von der originalen Länge der pharyngealen Basis (beachte: basiale Kyphose, Hypoplasie, Platybasie). Aus diesen beiden unter 1. und 2. angeführten unabhängigen Faktorenkomplexeen läßt sich das gegenseitige Lageverhältnis von Kiefergelenk und Basion für den jeweiligen Formtyp ableiten. Dieses Lageverhältnis hat entscheidenden Einfluß auf die Richtung des Meatus acusticus und darüberhinaus auf die Formeigenheiten der Pars petrosa des Os temporale" (Vogel, 1966, S. 2o2-2o3).

In Fortführung der Arbeit von Vogel (1966) versucht Engeling (1979) zu klären, wie sich Gaumenlänge, präbasiale Knickung und Kiefergelenkslage zueinander verhalten und welche Auswirkungen die jeweilige Kiefergelenkslage auf Pars tympanica, Pars petrosa Processus jugularis und weitere Strukturen der Basis hat. Engeling bezieht den rezenten Menschen in seine Untersuchungen mit ein.

Beim Vergleich des Menschen mit den übrigen von ihm untersuchten catarrhinen Primaten sei die für den Menschen typische ontogenetische Spezialisierung des Neurocranium und deren Einwirkung auf die Regio temporo-mandibularis besonders zu berücksichtigen, und zwar die zentrale Lage des Foramen occipitale magnum an der Schädelbasis und seine besondere Schädelbasiskyphose.

Die starke Schädelbasiskyphose sowie die zentrale Lage des Foramen occipitale magnum beim Menschen bewirkten eine starke projektivische Verkürzung der Prosthion-Basion-Strecke, so daß der aborale Rand des Meatus acusticus externus aus horizontaler Sicht hinter dem Basion zu liegen komme. Außerdem werde der Tympanalgang in sagittal-vertikaler Richtung abgewinkelt, so

daß der Eindruck einer tiefen Gelenkgrube entstehe, eine These, die bereits von Biegert erwähnt wurde.

Engeling führt weiterhin folgendes aus: "Der andere Faktor, die Lage des Foramen magnum, spielt ebenfalls für die sagittalen Lageverhältnisse eine entscheidende Rolle. Bei aufrechtem Gang und zentraler Lage des Foramen magnum werden an die Schädelbasis, d. h. an das Basioccipitale, an die Condyli occipitales und an den Processus jugularis andere statische Forderungen als bei quadrupeder Lokomotion gestellt. Die Struktur der Condyli occipitales läßt erkennen, daß der Hauptdruck der Schädellast vom Basioccipitale und vom Processus jugularis aufgefangen wird. Diese Strukturen erscheinen gegenüber den anderen Schädeln der nichtmenschlichen Primaten auch deutlich verbreitert. Auch unter Berücksichtigung der Tatsache, daß die Kiefergelenke während der Ontogenese ihre zentrale Stellung an der Schädelbasis beibehalten, fällt der transversale Raumanspruch des Processus jugularis auf. Er nimmt hier 61 % der lateralen Schädelbasisbreite (Au-Au) ein" (Engeling, 1979, S. 4o).

In der Breite des Processus jugularis zur Gesamtschädelbreite nimmt der rezente Mensch im Vergleich zu allen übrigen untersuchten nichtmenschlichen Primaten deshalb auch eine Sonderstellung ein.

Mit der Vergrößerung dieses transversalen Raumanspruchs beim rezenten Menschen ändern sich nach Engeling auch folgende Winkel:
Der Winkel, den der laterale Basioccipitalrand mit der Mediansagittalen bildet, wird größer. Damit ändert sich die Stellung der Pars petrosa, die beim rezenten Menschen im Winkel von 46 ^{o} zur Mediansagittalen zu liegen kommt, ganz im Gegensatz

zu den übrigen von Engeling untersuchten Primaten, bei denen der Winkel zwischen Petrosum und Mediansagittale ca. 30° beträgt. Mit der Vergrößerung dieses Winkels beim Menschen stiegen auch die Winkelwerte zwischen Petrosum und Tympanicum und der Winkel des Processus jugularis an.

Engeling bestätigt die Beobachtungen Vogel's (1966), daß der Winkel, den Tympanicum und Petrosum miteinander bilden, eindeutig von der Kiefergelenkslage abhängig sei. Je weiter das Kiefergelenk nach aboral verschoben, desto größer sei dieser Winkel. Dies bestätigt die Annahme eines lagelabilen Tympanalganges. Weiterhin stellt Engeling fest, daß die Länge des Tympanalganges mit der Breite der Eminentia articularis korreliert ist.

4.8.6. Beiträge von Wood & Dean (1981) und Schmidt & Dahm (1977)

Ein weiterer Beitrag zur vergleichenden Morphologie der Schädelbasis kommt von Wood & Dean (1981). Die Autoren beschränken ihren Vergleich auf die plio-pleistozänen Hominiden Afrikas. Im Gegensatz zu den meisten bisher vorliegenden Untersuchungen haben sich Wood & Dean mit der bilateralen Anordnung verschiedener Strukturen der Schädelbasis beschäftigt. Danach zeigen die Exemplare KNM-ER 3733 und KNM-ER 3883 wie auch OH 9 eine dem rezenten Menschen sehr ähnliche Lagebeziehung der Strukturen der mittleren, äußeren Schädelbasis in folgender Hinsicht:

1. Die Position der vorderen Grenze des Foramen occipitale magnum liegt annähernd in der Linie, die die lateralen hinteren Enden beider Tympanica verbindet;

2. die geringste Breite des Schädels im Bereich der Fossa infratemporalis übersteigt die Breite zwischen den medialen Grenzen der beiden äußeren Öffnungen des Canalis caroticus.

Auch im Winkel, den Tympanicum und Petrosum miteinander bilden, kommen die Exemplare dem rezenten Menschen nahe. Aufgrund ihrer Untersuchung kommen Wood & Dean zu dem Schluß, daß die Differenzen in der Morphologie der Schädelbasis zwischen Homo habilis und Homo erectus einerseits sowie Homo erectus und A. afrikanus (Sts. 5) andererseits grundlegend sind. "The reorientation and rearrangement of the cranial base which has taken place in this early Homo taxa suggests that the relationship between Homo habilis and Australopithecus africanus may not be as close as some workers has claimed (...). Und weiter schreiben sie: "The taxonomic and phylogenetic relationship of the small brained 'gracile' crania from East Africa (e.g. KNM-ER 1813 and OH 24) remain an enigma, but the results represented here suggest that their inclusion in Australopithecus africanus may be premature" (Wood & Dean, 1981, S. 27, 28).

Zum Schluß sollen noch einige Bemerkungen zur postnatalen Entwicklung von Tympanicum und Petrosum von Schmidt & Dahm (1977) gemacht werden. Die Autoren bestimmten den Höhenwinkel, Seitenwinkel und Dachwinkel der Pyramide im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung des Menschen. Nur die Beobachtungen bezüglich des Dachwinkels sind hier interessant. Die Veränderung des Dachwinkels, d.h. die Drehung der Pyramide um die transversale Achse, beschreibt, daß sich die Hinterfläche der Pyramide im Verlauf der Ontogenie des Menschen immer steiler stellt.

Die Autoren stellten außerdem eine stetige Veränderung des Lumens des Porus acusticus externus sowie ein starkes Größenwachstum des Processus mastoideus fest. Die geringste Wachstumszunahme im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung des Os temporale zeigte sich in ihrer Untersuchung in der Länge der Pars tympanica; der absolut höchste Zuwachs fand sich beim Warzenfortsatz.

4.8.7. Diskussion

Wie aus den vorangegangenen Beiträgen zu ersehen ist, zeichnen sich die Pars petrosa und Pars tympanica sowohl intra- als auch interspezifisch durch eine bedeutende Variabilität aus. Welche Teile in welcher Form etwa variieren und welche Gründe dahinterstehen mögen, soll in Ergänzung zu den dargestellten Beiträgen im Folgenden diskutiert werden.

Zur Position des Tympanicum bezüglich des Auriculare bzw. der Jochbogenwurzel:
Die für Homo erectus beschriebene bedeutende Distanz zwischen dem Porus acusticus externus und dem Auriculare dürfte im wesentlichen zwei Ursachen haben, und zwar

1. die Größe des Kauapparates und seine Lage an der Basis,
2. die Tendenz innerhalb dieser Species zur Verdickung der Knochen und zur Ausbildung von besonders mächtigen Superstrukturen.

Welchen Einfluß die Größe des Kauapparates haben kann, läßt sich gut an der unterschiedlich starken Ausbildung der hinteren Jochbogenwurzel bei "robusten" und "grazilen" Australopithecinen belegen. Auch innerhalb der Species Homo erectus ist der Zusammenhang zwischen Größe und Stärke des Kauapparates einerseits und

der Mächtigkeit der hinteren Jochbogenwurzel andererseits deutlich, wie es die geringe Entwicklung der hinteren Jochbogenwurzel bei den Exemplaren KNM-ER 3733 und KNM-ER 3883 im Vergleich zu PITHECANTHROPUS IV zeigt.

Zur Orientierung des Tympanicum bezüglich der Horizontale der Schädelbasis:
Weidenreich beschreibt, daß die Exemplare des SINANTHROPUS bezüglich dieser Orientierung zwischen Pan und dem rezenten Menschen stehen. Nach Biegert (1956) nähern sich die Exemplare des SINANTHROPUS ebenso wie PITHECANTHROPUS II und Modjokerto (Perning 1) schon rezent-menschlichen Verhältnissen. Tobias (1967) schließlich sieht OH 5 aufgrund der mehr vertikalen Orientierung des Tympanicum im medialen Teil (und nur da kann man von vertikaler Orientierung sprechen!) dem rezenten Menschen näherstehend als den Pongiden. Das durch diese drei Autoren vermittelte Bild wird noch komplexer, zieht man weitere fossile Funde und rezente Primaten zur Untersuchung heran.

Rightmire (1979) gibt folgende Beschreibung für OH 9: "The tympanic plate constitutes the posterior wall of the glenoid fossa and is oriented nearly vertically. Its thickend inferior border tilts downward the midline, and a strong vaginal process is present. A circular depression marks the location of the styloid process, the broken root of which is clearly present (...). Medially this tympanic border is prolonged to a position just anterior to the carotid canal, where it forms a conical tubercle, possibly for attachment of some fibres of the sphenomandibular ligament. The petrous part of the temporal is present on both sides, and its long axis is not quite in line with that of the tympanic plate. The angle formed by the petrous and tympanic axis is about 33 ^{o} - 35 ^{o} as measured on the specimen with a

protractor. This suggests that orientation of the Olduvai petrous pyramid is not greatly different from that in recent Homo sapiens" (Rightmire, 1979, S. 1o4).

Petrosum und Tympanicum von KNM-ER 3733 werden von Rightmire (1979) als dem Exemplar OH 9 sehr ähnlich beschrieben. Wie bei OH 9 ist das Tympanicum bei KNM-ER 3733 nahezu vertikal orientiert. Die Ohröffnung ist vertikalelliptisch. Wie bei OH 9 bildet auch bei KNM-ER 3733 der laterale Teil des Tympanicum keine eigentliche Crista tympanica. Erst im Bereich des Processus styloideus erscheint ein kräftiger Processus vaginalis. An seinem Hinterrand tritt eine klare Vagina processus styloidei hervor. Wie OH 9 besitzt auch dieses Exemplar einen kräftigen Processus infratubarius.

Das Exemplar KNM-ER 3883 sieht KNM-ER 3733 sehr ähnlich. Kleinere Abweichungen finden sich in der geringeren Vertikalstellung des Tympanicum bei KNM-ER 3883 und in der geringeren Tendenz zur Abrundung des Tympanicum im lateralen Abschnitt. Von der Gesamtkonstruktion her ähnelt das Tympanicum von KNM-ER 3883 auffallend dem Bau beim rezenten Menschen. Im Vergleich zu OH 9 und PITHECANTHROPUS IV zeigen beide Exemplare von East Rudolf größere Übereinstimmungen mit dem rezenten Menschen in dieser Hinsicht.

Das moderne Aussehen dieser Frühformen des Homo erectus ist deshalb besonders überraschend, weil die genannten Exemplare sich darin von den bisher bekannten Funden der "grazilen" Australopithecinen und des Homo habilis sowie der überwiegenden Mehrzahl der bisher bekannten Exemplare des Homo erectus, besonders aber der fernöstlichen Variante dieser Species, abheben.

PITHECANTHROPUS IV setzt sich in der Konstruktion des Tympanicum von KNM-ER 3733 und KNM-ER 3883 weiter ab als OH 9. Dieses besitzt eine Crista tympanica, die am lateralen Ende des Tympanicum beginnt und sich bis zum hinteren Rand des Processus infratubarius erstreckt, um nach medial zunehmend an Höhe einzubüßen. In der Dimension der Tympanalplatte übertrifft PITHECANTHROPUS IV die übrigen drei genannten Exemplare. Es sind besonders die klare vertikale Orientierung des Tympanicum, seine beträchtliche Dimension im Vergleich zu den "grazilen" Australopithecinen und Homo habilis, sein Processus vaginalis mit dahinterliegender Vagina proc. styloidei, die Tendenz zur Ausbildung bzw. die vorhandene Ausbildung einer Crista tympanica und die dem rezenten Menschen ähnliche Länge zwischen dem lateralen Rand des Tympanicum und dem Processus vaginalis, die die hier genannten Exemplare miteinander verbindet.

Bei Durchsicht einer größeren Sammlung von Gorilla, Pongo, Pan und Papio (Sammlung des Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt am Main) erschien die von verschiedenen Autoren vorgenommene Einteilung der Form des Tympanicum in vertikal, horizontal und dachfirstförmig, wie auch die Zuordnung dieser Formen zu verschiedenen Species zu starr. Bei Gorilla fanden sich Formen von horizontalen, nicht inklinierten, über medial zu posterior inklinierten Tympanica.

Bei Pongo zeigte sich die Stellung des Tympanicum - auch im Vergleich zum rezenten Menschen - als höchst variabel. Nach Biegert (1956) ist beim Orang die Gelenkfläche, besonders bei männlichen Tieren, gegenüber dem Hirnschädel nach außen ver-

lagert. Die Gelenkfläche kommt zunehmend im Verlauf der Ontogenie in den Bereich des Gehörgangs, der stark nach oben zurückgewichen ist und daher in vielen Fällen nicht mehr als hintere Begrenzung der Gelenkfläche in Erscheinung tritt.

Eigene Beobachtungen zeigten, daß der Meatus acusticus zum Teil stark "eingekeilt" ist zwischen weit lateral liegender Gelenkfläche und Processus articularis posterior einerseits und dem Processus mastoideus andererseits. Die vordere Seitenwand kann in diesen Fällen in eine dem rezenten Menschen vergleichbare vertikale Lage kommen; die Beteiligung der hinteren Wand des Meatus an der Ohröffnung ist teilweise gering.

Das Tympanicum vermag ferner, eine konkav geformte Hinterwand der Fossa mandibularis und in unmittelbarer Nähe des Processus mastoideus eine "freie Crista" zu bilden. Die Vorderwand des Tympanicum ist dann nur geringfügig weniger vertikal gestellt, als sie es für den rezenten Menschen im Durchschnitt ist. In einem Fall "unduliert" sie nach medial und auch dort noch in relativ vertikaler Stellung. Lage und Stellung bei einem anderen Exemplar erinnern stark an Verhältnisse, wie sie Tobias (1967) für OH 5 (A. boisei) beschrieben hat.

Bei der Durchsicht einer größeren Serie von Papio (div. Species) fanden sich einige Exemplare, die eine nahezu vertikale Stellung der Wand des Meatus zeigten, die der Fossa mandibularis zugekehrt ist. Der Raum zwischen dem Processus articularis posterior und Processus mastoideus war in diesen Fällen meist sehr schmal, der Processus mastoideus unter dem Tympanicum nach ventral und unten teilweise stark ausgezogen, somit einen langen ausgezogenen Zapfen bildend.

Es ist anzunehmen, daß die beschriebene Vertikalstellung des Tympanicum bei Pongo und Papio auf unterschiedliche Ursachen zurückzuführen ist. Bei Pongo dürfte es die besondere Stellung des Kiefers zum Hirnschädel (die Elevation des Zahnbogens gegenüber dem präsellären Hirnraum), bei Papio die Art der Sicherung des Kopfes auf der Wirbelsäule bei gleichzeitig extrem posteriorer Lage des Kauapparates und seinem Kontakt zum Hirnschädel sein.

Für die Vertikalstellung des Tympanicum beim rezenten Menschen dürften dagegen die durch die starke Abknickung der Schädelbasis beengten räumlichen Verhältnisse und die Heranführung des Unterkiefers an den Schädel mehr von kaudal her, bei den "robusten" Australopithecinen (KNM-ER 406) vor allem der mächtige, raumfordernde Unterkiefer, der ebenfalls deutlich von kaudal an die Schädelbasis herangeführt wird, verantwortlich zu machen sein.

Winkel zwischen der Fissura glaseri und der Mediansagittalen

Wie Weidenreich (1943) schon festgestellt hat, ist mit Hilfe dieses Winkels keine Trennung von Gruppen möglich, wenn auch manche Autoren diesen Winkel noch anführen. Der Verlauf der Fissur ist sehr variabel und stark abhängig von der Größe des Unterkiefers, der Breite des Condylus mandibulae und den Knickungsverhältnissen von Basis und Gesichtschädel, wie auch den Ausführungen von Vogel (1966) und Engeling (1979) zu entnehmen ist.

Form des Tympanicum

Die Form des Tympanicum zeigt intra- und interspezifisch eine beträchtliche Variabilität. Bei den Pongiden herrschen horizontalgestellte und dachfirstartige Formen vor, obwohl auch mehr oder minder stark vertikalgestellte, kompakte Platten, vor allem bei Pongo auftreten können. Die Tympanalplatten der Pongiden sind aber meist nur von geringer Dimension.

Bei den "grazilen" Australopithecinen und bei Homo habilis herrschen dachfirstartige oder "entwickelt" dachfirstartige (nahezu vertikalgestellte) Formen vor. Die Flächengröße ist auch hier gering. Die "robusten" Australopithecinen zeigen - nach dem bisher vorliegenden Material zu urteilen - dachfirstartige, vertikalgestellte oder aus beiden kombinierte Formen, bei teilweise großer Flächenentwicklung der Tympanalplatte. Bei Homo erectus finden sich sowohl dachfirstartige, konvexe, als auch vertikalgestellte, konkave Formen. Die bisher bekannten frühesten Exemplare dieser Species zeigen diesbezüglich eine auffallende Ähnlichkeit zum rezenten Menschen.

Dicke des Tympanicum

Die enorme Dicke des Tympanicum bei der überwiegenden Mehrzahl der Exemplare des Homo erectus steht im Zusammenhang mit ihrer allgemeinen Tendenz zur Verdickung der Schädelknochen und führt, wie auch bei den übrigen Strukturen der Basis, zur Verrundung der Kanten.

Größe und Form des Porus acusticus externus

Nach den von Weidenreich (1943) und Tobias (1967) angeführten Daten sind die Ohröffnungen der Pongiden im Durchschnitt kleiner als die der Hominoidea. Gleichzeitig herrscht eine beträchtliche Variabilität bezüglich der Dimensionen, wie die von den beiden Autoren und von Rightmire (1979) übernommenen Werte (Tab. 4) zeigen. Ebenso ist die Form der äußeren Ohröffnung, wie in den Abbildungen 2oa-m dargestellt, sehr variabel. So finden sich runde, horizontalelliptische und vertikalelliptische Öffnungen bei den Pongiden, Australopithecinen, Homo erectus und Homo sapiens. Allein in der Ausprägung, Dimension und dem Vorherrschen bestimmter Formen unterscheiden sich die angesprochenen Gruppen.

Allerdings ist mit der Vertikalstellung des Tympanicum im lateralen Teil des Meatus acusticus eine deutliche Tendenz zu vertikalelliptischen Formen verbunden, die bei Homo sapiens schließlich das Formenbild bestimmen.

Bei Annahme einer Schaltfunktion der Pyramide zwischen Kauapparat und Hirnschädel (Vogel, 1966) wirken vor allem die Faktoren, welche für die Vertikalstellung der Tympanalplatte verantwortlich zu machen sind, auch auf die Formgebung der äußeren Ohröffnung ein. Beim rezenten Menschen dürfte die Absenkung des postauriculären Teils des Schädels zusammen mit dem starken Wachstum des Processus mastoideus nach kaudal die Formveränderung des Porus acusticus externus im Verlauf der Ontogenie bestimmen (Kummer, 1953, Schmidt & Dahm, 1977), wie es die Abbildung 28 zeigt.

Die frühen Exemplare des Homo erectus, wie KNM-ER 3733 und KNM-ER 3883, PITHECANTHROPUS IV und OH 9, haben einen Entwicklungsstand vergleichbar dem des rezenten Menschen er-

reicht, dieser beruht jedoch vermutlich auf der Betonung bzw. der Kombination anderer beeinflussender Faktoren, als es beim rezenten Menschen der Fall ist, was an gut erhaltenen Exemplaren allerdings zu überprüfen wäre.

Petrosum

Da bei PITHECANTHROPUS IV die Teile der Pyramide medial vom Processus infratubarius nicht erhalten sind, soll sich die Diskussion hier im wesentlichen auf die erhalten gebliebenen Teile beschränken.

Das Vorhandensein eines Processus styloideus in der Species Homo erectus ist nur bei KNM-ER 3733 (Rightmire, 1979) bekannt. Für das genannte Exemplar beschreibt Rightmire auch die Existenz einer Vagina proc. styloidei. OH 9 zeige noch den Rest eines Processus styloideus, der nur noch an seiner Wurzel in Form einer rundlichen Depression kenntlich ist. Weidenreich (1943) beschreibt nur für SINANTHROPUS V eine Vagina proc. styloidei am hinteren Abhang der Spina und ein dazugehörendes Foramen für den Processus styloideus an deren Basis. Bei PITHECANTHROPUS II sind die fraglichen Teile der Basis nicht vorhanden. PITHECANTHROPUS IV besitzt beiderseits eine deutliche Vagina, die an der Basis in einer Vertiefung endet. Im Bereich der Vagina ist die Spina leicht nach vorn gedrückt.

Ein direkter Nachweis für ein Styloid findet sich bisher nur bei denjenigen Exemplaren, die ein steilstehendes Tympanicum aufweisen, an das sich der Processus styloideus, je nach dem ursprünglichen Grad seiner Orientierung nach vorn zu, anlehnen konnte. Dies gilt unter der Voraussetzung, daß das Tympanicum

die Basis des Processus nach unten zu überragte. Aus den genannten Gründen finden sich bei den Anthropoiden, den Australopithecinen, sowie zahlreichen Exemplaren des Homo erectus, vornehmlich den fernöstlichen, keine Anzeichen einer Vagina.

Ob der stylohyale Teil des Processus bei den fossilen Vertretern der menschlichen Stammesgeschichte nicht ossifiziert bzw. nicht mit dem tympanohyalen Teil ancylosiert war, wie es für die rezenten Pongiden beschrieben wird (Weidenreich, 1943, Zuckerman, Ashton & Pearson, 1962) muß einer genaueren Beurteilung überlassen werden.

Der Processus infratubarius ist bei den Pongiden als Processus styliformis allgemein kräftig entwickelt, obwohl seine Ausprägungsstärke innerhalb der einzelnen Species schwankt. Bei Homo erectus, besonders aber bei PITHECANTHROPUS IV, erreicht er in Zusammenhang mit der allgemeinen Verdickung der Knochen eine erhebliche Größe und Kompaktheit. Auch bei KNM-ER 3733, KNM-ER 3883 und OH 9 ist er kräftig entwickelt. Dieser Processus wird in der Literatur entweder als Ort des Ursprungs des M. levator veli palatini oder des M. tensor veli palatini bzw. des Ligamentum sphenomandibulare beschrieben. Beim rezenten Menschen wird die beschriebene Region bevorzugt vom M. levator veli palatini eingenommen. Ob dies auch auf den Fossilbereich zutrifft, kann vorerst nicht geklärt werden.

4.9. Basis cranii interna

4.9.1. Einführung

Die vergleichende Beurteilung der Innenansicht ist gleich der der Außenansicht besonders durch den fragmentarischen Erhaltungszustand von PITHECANTHROPUS IV sowie die außerordentlich starke Verzerrung des Schädels erschwert. Zu diesen im Fossil selbst liegenden Erschwernissen kommt hinzu, daß die Zahl der zu einem Vergleich geeigneten Exemplare außerordentlich gering ist. Dies beruht einmal darauf, daß die fraglichen Teile der Basis selten erhalten oder nicht zugänglich bzw. nicht ausreichend publiziert sind. Aus diesen Gründen sind den Möglichkeiten der Bearbeitung in dieser Hinsicht enge Grenzen gesetzt.

4.9.2. Verlauf der Arteria meningea media

Eine klare Festlegung der Verzweigung der Arteria meningea media ist bei PITHECANTHROPUS IV wegen der Zerrissenheit der Oberfläche des Schädelknochens nicht möglich. Aus dem Foramen spinosum kommend wendet sich beiderseits ein starker, breiter Ast der Arteria meningea media, sichtbar durch eine entsprechende Vertiefung, nach vorn und endet am Bruchrand des Knochens. Unmittelbar vor der Felsenbeinpyramide zeichnet sich der Verlauf des hinteren Astes der Arterie, der sich unmittelbar am Foramen vom vorderen Ast trennt, auf beiden Seiten ab. Dieser Ramus temporalis inferior zieht zur Seitenwand des Os temporale. Auf den linken Seite zeigen sich

bezüglich dem Verlauf der Arterie vor dem lateralen Teil der Pyramide und im Bereich der Wand des Os temporale zahlreiche Verzweigungen, die Anastomosen entsprechen dürften. Es läßt sich aber nicht entscheiden, ob diese Anastomosen den Verlauf eines Astes der genannten Arterie, des Ramus temporalis inferior, wiedergeben, oder aber zumindest auch teilweise dem Verlauf von venösen Geflechten entsprechen; eine Schwierigkeit der Unterscheidung, auf die schon Weidenreich (1938) aufmerksam gemacht hat. Die Rissigkeit der Lamina interna in diesem Teil führt zu einer starken Irritation.

Etwas besser läßt sich der Verlauf der Gefäße an einem Innenausguß verfolgen, der auch die Sulci arteriarum im Bereich der Kalotte widergibt (Abb. 29a-c).

Die Verzweigung des Ramus temporalis inferior ist beiderseits sehr unterschiedlich. Die reiche Verzweigung und relative Stärke auf der linken Schädelseite ist nach Weidenreich (1938) ein primitives Charakteristikum, das auch auf SINANTHROPUS zutrifft. Verlauf und Stärke des Ramus temporalis superior und des Ramus frontotemporalis lassen sich nicht mit ausreichender Genauigkeit und Sicherheit rekonstruieren, zumal die vorderen Teile des Schädels fehlen.

Die Ramifikation der Äste ist einfach, wie es für diese Entwicklungsstufe schon mehrmals beschrieben und offensichtlich charakteristisch ist.

4.9.3. Fossa cerebellaris et cerebralis

Weidenreich (1943) bezeichnet an der Innenansicht von SINANTHROPUS im Vergleich zum rezenten Menschen die ungleiche Größe der Fossae cerebellares et cerebrales als besonders

auffallend. Während beim rezenten Menschen die Fossae cerebellares deutlich größer seien als die Fossae cerebrales und in einem Größenverhältnis von etwa 4 : 3 zueinander stünden, seien die Verhältnisse bei SINANTHROPUS umgekehrt. Die Fossae cerebellares seien nur etwa halb so groß wie die Fossae cerebrales. Damit liege bei SINANTHROPUS die Eminentia cruciata mit der Protuberantia occipitalis interna gegenüber dem rezenten Menschen näher am Foramen occipitale magnum.

Diese von Weidenreich beschriebenen Größenverhältnisse lassen sich nicht auf die ganze Gruppe der fernöstlichen Exemplare des Homo erectus übertragen. Die älteren Vertreter des PITHECANTHROPUS zeigen - wohl im Zusammenhang mit der geringeren Entwicklung der Länge des Hinterhauptes - eine nicht annähernd so starke Vorwölbung des occipitalen Poles des Großhirns wie beispielsweise das als weiblich eingestufte Exemplar SINANTHROPUS XI.

Neben der geringeren Längenentwicklung bei PITHECANTHROPUS gibt es noch einen weiteren Faktor, in dem sich die fernöstlichen geographischen Varianten des Homo erectus unterscheiden. Dies ist die beachtliche Größe der Fossae cerebellares bei einigen javanischen Individuen: PITHECANTHROPUS IV und PITHECANTHROPUS VII. Bei diesen ist gleichzeitig die Eminentia cruciata nach posterior verlagert. Diese Verschiebung beeinflußt auch die Distanz zwischen Tuberculum linearum und Protuberantia occipitalis interna, worauf später noch eingegangen werden soll.

Ein Vergleich der Verhältnisse bei SINANTHROPUS XI und PITHECANTHROPUS IV miteinander veranschaulicht die Abb. 3o. Die Tabelle 5 vermittelt für einige ausgewählte Exemplare einen Eindruck über die Größenentwicklung in diesem Bereich. Für SINANTHROPUS liegen vergleichbare Werte leider nicht vor. Um eine annähernde Vorstellung der Größenverhältnisse bei PITHECANTHROPUS und SINANTHROPUS zu erhalten, wurde der Abstand Opisthion - Protuberantia occipitalis interna am Innenausguß von SINANTHROPUS XI bestimmt. Er zeigt mit ca. 25 mm einen etwas geringeren Wert als PITHECANTHROPUS II (26 mm), wird aber von PITHECANTHROPUS IV (34 mm) und PITHECANTHROPUS VII (35 mm) bei weitem übertroffen. Die beiden letztgenannten Exemplare liegen mit diesen Werten klar im Bereich der Variabilität des rezenten Menschen.

PITHECANTHROPUS VII, mehr noch als PITHECANTHROPUS IV, zeigen, daß bei einigen frühen Vertretern des Homo erectus das Kleinhirn bereits eine bedeutende Ausdehnung besitzt und es im Vergleich zu SINANTHROPUS einen weit größeren Raum einnimmt. Beide Exemplare des PITHECANTHROPUS werden als männlich eingestuft und zumindest teilweise dürfte die Vergrößerung des Cerebellum auch mit ihrer Geschlechtszugehörigkeit zusammenhängen. Ein Vergleich von PITHECANTHROPUS II mit PITHECANTHROPUS VII legt dies besonders nahe. Auf die besondere Tiefe der Fossae cerebellares bei PITHECANTHROPUS IV hat Weidenreich (1951) bereits aufmerksam gemacht.

4.9.4. Lagebeziehung und Distanz zwischen Opisthocranion und Protuberantia occipitalis interna

Weidenreich (1943) hat der Lagebeziehung zwischen Inion (eigentlich Opisthocranion) und Endinion eine besondere Bedeutung zukommen lassen. Zahlreiche Autoren sind ihm darin gefolgt, d.h. sie haben dieser Distanz eine taxonomisch trennende Bedeutung zugesprochen. Kritische Anmerkungen dazu finden sich bei Tobias (1967) und Hublin (1978). Tobias verweist auf die Problematik der Wahl dieser Distanz, die stark von der jeweiligen Entwicklung der Nackenmuskulatur, der Entwicklung des Cerebellum und der Schädeldicke beeinflußt wird, bezüglich eines Vergleichs. Weidenreich, der nur einen kleinen Ausschnitt aus der menschlichen Stammesgeschichte betrachtete, glaubte, eine klare Linie erkennen zu können: bei Abnahme der Nackenmuskulatur und gleichzeitiger Ausdehnung des Cerebellum schrumpfe die Distanz zwischen beiden Punkten in der Reihe von Homo erectus zum rezenten Menschen immer mehr. Beide Punkte kämen dann schließlich beim heutigen Menschen auf etwa gleicher Höhe zu liegen.

Erweitert man aber dieses Spektrum der menschlichen Stammesgeschichte, so wird das Bild komplizierter. So liegen bei OH 5 Inion und Endinion etwa auf gleicher Höhe am Occipitale. Das Tuberculum linearum liegt bei Orientierung des Schädels in Ohr-Augen-Ebene unterhalb der Protuberantia occipitalis interna. Ein solches Bild ist durchaus mit den Verhältnissen beim rezenten Menschen vergleichbar. Ein weiteres Exemplar, das die korrespondierende Lage der beiden Meßpunkte am Os occipitale zeigt, ist das Exemplar L 338 y:6 von Omo.

Wie schon im Kapitel über die Nackenmuskulatur angeführt, richten sich zahlreiche Autoren nach der von Weidenreich (1940b, 1943, 1945, 1951) verwendeten Methodologie. Weidenreich setzt dabei das Opisthocranion dem Inion (op = i) gleich, eine Hilfskonstruktion, die er aufgrund der unklaren Lage der Vereinigung der Linea nuchae beider Seiten in der Mediansagittelen bei SINANTHROPUS schuf, aber anatomisch nicht statthaft ist.

Demes (1977) und Hublin (1978) haben versucht, ein wenig Klarheit in das inzwischen bestehende Durcheinander zu bringen. Obwohl eine exakte Definition der Meßpunkte vorliegt (Protuberantia occipitalis externa als Punkt der Vereinigung der L. nuchae suprema beider Seiten und Tuberculum linearum als Punkt der Vereinigung der L. nuchae superior beider Seiten) und sich die meisten Autoren auch auf diese von Martin-Saller (1957/59) gegebene Definition beziehen, benutzen sie doch auch gleichzeitig die Meßpunkte Weidenreichs, ohne die dahintersteckende Problematik zu beachten. Das Inion ist als Ort der Vereinigung der Linea nuchae superior beiden Seiten auch bei Homo erectus unterhalb des Torus auf dem Tuberculum linearum zu suchen und bei einigen Exemplaren dieser Species ganz eindeutig dort auch zu finden. Eine Gleichsetzung von op = i vergrößert die Distanz zwischen Inion und Protuberantia occipitalis interna nicht unbeträchtlich. Wie Hublin (1978) hervorhebt, lassen sich die Werte Weidenreichs bezüglich des Inion nicht verwenden, besonders dann nicht, wenn Homo erectus mit anderen fossilen Species verglichen wird.

4.9.5. Die Eminentia cruciata und benachbarte Strukturen

Wie bei der Distanz zwischen Inion und Endinion (Tuberculum linearum und Prot. occipitalis interna) so zeigt sich auch bezüglich anderer Strukturen, daß mit Zunahme der fossilen Belegstücke unser Bild von der Entwicklung des Menschen zunehmend komplizierter wird. Die Eminentia cruciata, die bei Homo erectus generell die gleiche Anordnung wie beim rezenten Menschen hat, zeigt bei allen bisher bekannten Exemplaren keine eigentliche "Crista" occipitalis interna, sondern einen breiten, angeschwollenen Knochensteg. Dieser teilt sich entweder unmittelbar an der Prot. occipitalis interna oder etwas davor in Richtung auf das Foramen occipitale magnum zu, in zwei Knochenstege, die das Foramen occipitale magnum von hinten her flankieren und eine Fossa im Bereich des Hinterrandes des Foramen zwischen sich einschließen.

Der obere Arm der Eminentia cruciata bildet ebenfalls meist eine stumpfe und breitbasige Anschwellung. Er kann aber auch als eine echte Crista (wie bei PITHECANTHROPUS II) entwickelt sein. Die transversalen Arme der Eminentia cruciata sind generell schwach entwickelt. Die Sulci für den Sinus sagittalis superior und den Sinus transversus beiderseits haben sich hier im allgemeinen weit weniger klar entwickelt als beim rezenten Menschen.

Bei SINANTHROPUS setzt sich der Sulcus sinus sagittalis in allen 6 von Weidenreich beobachteten Fällen in den rechten Sulcus sinus transversi fort. Auch SINANTHROPUS III zeigt einen gut ent-

wickelten linken Sulcus, obwohl eine Verbindung sowohl zum rechten Sulcus als auch zum Sulcus sinus sagittalis fehlt. Für andere Exemplare läßt sich der eine oder andere Sulcus über eine gewisse Strecke seines Verlaufs nicht nachweisen.

Bei den Exemplaren PITHECANTHROPUS VI, PITHECANTHROPUS II und OH 9 nimmt der Sulcus sinus sagittalis seinen Verlauf nach links, womit auch für diese fossile Species die beim rezenten Menschen zu beobachtenden beiden Alternativen nachgewiesen sind.

Im allgemeinen lassen sich die beiden transversal gerichteten Sinus im Bereich des Petrosum als Sulcus sinus sigmoidei wieder recht gut erkennen, so wie es auch auf PITHECANTHROPUS IV zutrifft.

4.9.6. Vorwölbung der Fossae cerebellares nach außen

Weidenreich (1943) hebt in seiner SINANTHROPUS-Monographie hervor, daß sich bei den Exemplaren aus Chou-kou-tien die Fossae cerebellares und cerebrales nicht auf der äußeren Oberfläche des Os occipitale sichtbar vorwölben, und bringt dies mit der enormen Dicke der Schädelknochen in Zusammenhang. Die Verhältnisse bei den Exemplaren PITHECANTHROPUS IV und PITHECANTHROPUS VII zeigen allerdings, daß die fehlenden Vorwölbungen bei SINANTHROPUS auch auf die geringere Entfaltung des Cerebellum bei diesen zurückzuführen ist. Es sind nämlich gerade diese beiden Exemplare, bei denen sich eine tiefe, weiträumige Einbuchtung zur Aufnahme des Kleinhirns an der Innenfläche und gleichzeitig korrespondierend dazu eine deutliche Vorwölbung des Planum nuchae findet.

4.9.7. Die Pyramide

Auch bezüglich der Pyramide zeigt sich inzwischen eine größere Vielfalt der Formen, als sie Weidenreich (1943) beschrieb. Die auffallendsten Unterschiede zwischen SINANTHROPUS und dem rezenten Menschen sah Weidenreich in der Größe und Form der Pyramide. Trotz bedeutender intraspezifischer Variabilität sei die Pyramide von SINANTHROPUS viel kräftiger, der Margo superior sei stumpf und gerundet, die vordere und hintere Oberfläche gegen die mittlere und hintere Schädelgube gedrückt. Im lateralen Abschnitt zeige sich der Margo superior nicht von hinten her unterminiert. Als Beleg für die mehr flache, auf den Boden gepreßte Pyramide gibt Weidenreich das Maß für die Höhe der hinteren Oberfläche (gemessen vom Sulcus sinus sigmoidei bis zum Sulcus sinus petrosi superioris) an, das bei SINANTHROPUS den Wert von 18 mm nicht überschreite, während demgegenüber beim rezenten Menschen 23 mm erreicht würden. Die Distanz zwischen den lateralen Enden der Pyramide in sagittaler Richtung sei darüberhinaus bei SINANTHROPUS größer als beim rezenten Homo sapiens. Die enorme Größe der Pyramide bei SINANTHROPUS würde nur noch durch die von PITHECANTHROPUS IV übertroffen. Diese besondere Größe der Pyramide im Vergleich zum Hirnschädel und ihre flache, auf den Boden gepreßte Lage bei SINANTHROPUS, sieht Weidenreich als simische Charakterzüge an.

Auch in dieser Hinsicht stellen sich die Verhältnisse nun wesentlich komplizierter dar. Trotz der enormen Mächtigkeit der Pyramide bei PITHECANTHROPUS IV zeigt sich bei diesem Exemplar die Hinterwand steilstehend und unterminiert, obwohl gleich-

zeitig die Vorderwand bei geringer Niveaudifferenz in die sehr flache mittlere Schädelgrube ausläuft.

Auch die Massivität der Pyramide ist bei den erwähnten javanischen Exemplaren nicht in gleicher Weise betont. So zeigt beispielsweise PITHECANTHROPUS VI eine im Vergleich zu anderen Exemplaren recht grazile Pyramide. Jacob beschreibt das Petrosum als "low and of medium size" (Jacob, 1966). Bezüglich seiner Massivität steht dieses Exemplar dem rezenten Menschen näher als die übrigen. Dies trifft auch auf seine Form und die Modulierung seiner Oberfläche zu. Wie beim rezenten Menschen treten einzelne Strukturen der Pyramide stärker hervor, d.h. sie werden durch die sonst übliche allgemeine Massivität des Knochens weniger kaschiert. Die Eminenta arcuata zeigt sich gut entwickelt, der Sulcus sinus petrosi superioris tritt klarer hervor, die Fossa subarcuata ist flach, aber deutlich sichtbar, der Margo superior ist schärfer. Gleichzeitig fällt aber die Hinterwand der Pyramide, wie auch bei den meisten übrigen Exemplaren des fernöstlichen Homo erectus beschrieben, eher langsam in die flache hintere Schädelgrube ab.

Bezüglich der Apertura externa aquaeductus vestibuli stellt Weidenreich (1943) Unterschiede zwischen SINANTHROPUS und dem heutigen Menschen fest. Bei SINANTHROPUS V und den adulten Exemplaren erscheine die Bedeckung der Apertura als deutliche Eminenz, und der Schlitz öffne sich in einen Recessus nahe der Eminenz. Allerdings zeige SINANTHROPUS III Bedingungen, die dem rezenten Menschen ähnelten. Die Verhältnisse beim Menschen beschreibt Weidenreich folgendermaßen: Die Apertura externa aquaeductus vestibuli öffne sich als Schlitz in

die Impressio cerebellaris. Der Teil, der den Schlitz bedeckt, bilde mehr oder minder die vordere Grenze der Impression.

Eine dem heutigen Menschen vergleichbare Impressio cerebellaris existiert bei PITHECANTHROPUS IV nicht. Der Schlitz öffnet sich unter einem Überhang, den die Impressio mit dem Foramen jugulare teilt. Im Vergleich zum rezenten Menschen sind sich beide Öffnungen sehr nah, wobei ihre Nähe in vertikaler Richtung besonders hervorzuheben ist. Mit der Vergrößerung der Kleinhirngruben und der Absenkung des occipitalen Schädelpols nehmen der Sinus sigmoideus und das Foramen jugulare im Vergleich zum Margo superior der Pyramide eine tiefere Lage ein, oder, wie Weidenreich es beschreibt, ragen die Pyramiden weiter ins Schädelinnere vor. Daraus mag sich die Distanz zwischen den beiden Öffnungen erklären.

Gerade in dieser Hinsicht muß auf die unterschiedliche Lage der Apertura externa aquaeductus vestibuli bei den Pongiden hingewiesen werden. Sie liegt bei diesen außerordentlich tief, in unmittelbarer Nähe des Unterrandes der hinteren Pyramidenwand und unterscheidet sich darin klar von den Verhältnissen beim Menschen, wo sie dem Margo superior näher liegt. Auch bei PITHECANTHROPUS IV liegt sie dem Margo superior im ganzen etwas näher und steht darin den Verhältnissen, wie man sie beim rezenten Menschen findet, nahe.

Tobias (1967) beschreibt gleichfalls für OH 5 die Verhältnisse bezüglich der Öffnung des Aquaeductus vestibuli, wie auch die des Aquaeductus cochleae und der Fossa subarcuata als nicht

unterscheidbar vom rezenten Menschen, so wie Weidenreich (1943) auch andere Strukturen, wie den Porus acusticus internus, die Fossa subarcuata und Apertura externa canaliculi cochleae bei SINANTHROPUS dem heutigen Menschen ähnlich schildert.

Weidenreich (1943) stellt immer wieder bezüglich der Massivität, der gerundeten Formen und der Winkelverhältnisse zwischen Vorder- und Hinterwand, d.h. der auf den Boden gepreßten Lage der Pyramide bei SINANTHROPUS, die Ähnlichkeit zu den Anthropoiden heraus. Wie bereits häufiger erwähnt, zeigen stratigraphisch ältere Exemplare des Homo erectus in einzelnen Formprägungen größere Ähnlichkeit mit dem heutigen Menschen als mit SINANTHROPUS.

Wie Tobias (1967) ausführt, steht auch bei OH 5 die hintere Oberfläche der Pyramide praktisch vertikal, wie es auch für den Menschen allgemein zutrifft. Die Höhe der Pyramide, gemessen zwischen dem Sulcus sinus sigmoidei und Sulcus sinus petrosi superioris, beträgt bei OH 5 21,1 mm und kommt damit ebenfalls den Werten, die Weidenreich für den rezenten Menschen angibt (bis 23 mm), nahe. Für PITHECANTHROPUS IV wurde ein Wert von 2o mm gemessen.

Auch in der Unterminierung der Hinterwand der Pyramide, in der Ausbildung eines scharfen Margo superior, der Hervorhebung ihrer Einzelstrukturen, wie die Eminentia arcuata, Impressio trigemini, dem Tegmen tympani, stellt Tobias eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Menschen fest. Es zeigt sich somit auch hier, daß die von Weidenreich herausgearbeiteten "Merkmale" bei Kenntnis eines größeren Ausschnittes aus der menschlichen

Stammesgeschichte nicht den diagnostischen Rang besitzen, der ihnen einmal zugeschrieben worden war.

Die mehr kompakte, massive Pyramide bei fast allen bisher bekannten fernöstlichen Exemplaren des Homo erectus hängt wohl primär mit der in dieser Gruppe zu beobachtenden Verdickung der Schädelknochen zusammen, mit der sekundär auch eine Verrundung der Oberflächen einhergeht.

Der Winkel, den die Vorder- und Hinterwand der Pyramide miteinander bilden, d.h. die mehr oder weniger stark vertikal gestellte Hinterwand der Pyramide, dürfte dagegen von der jeweiligen Entwicklung der medialen und occipitalen Teile des Gehirns und ihrer Lage zueinander bestimmt sein und auch mit der jeweiligen Körperhaltung, d.h. mit der Lage des Foramen occipitale magnum und der Hinterhauptskondylen zusammenhängen. Welche Entwicklungen im einzelnen eingeschlagen wurden, bzw. welcher Entwicklungsstand jeweils vorliegt und ob es zu Parallelentwicklungen kam, wäre an einem vollständiger erhaltenen Material zu prüfen.

Wie schon am Beispiel der Pongiden gezeigt, kann die Pyramide von der Gesamtkonstruktion der Basis bzw. des Gesichtsschädels beeinfluß werden. Während auf Pan und Gorilla die von Weidenreich (1943) gegebene Beschreibung einer auf den Boden gepreßten, abgeplatteten Pyramide zutrifft, liegen die Verhältnisse bei Pongo anders. Die Pyramide macht hier einen grazileren, weniger abgeflachten, in ihrer sagittalen Ausdehnung kürzeren Eindruck. Gleichzeitig zeigt sich die mittlere Schädelgrube mehr eingetieft. Pongo zeigt im Vergleich zu Pan und Gorilla einen anders

orientierten Gesichtsschädel, ein Faktor, der auch bezüglich anderer Strukturen zu anderen Lagebeziehungen als bei den beiden übrigen Species geführt hat.

4.9.8. Crista sylvii und div. weitere Strukturen

Bei PITHECANTHROPUS IV sind die posterioren Teile einer Crista sylvii erhalten. Weidenreich hat dieser Verdickung des Schädelknochens am Hinterrand des Keilbeinflügels viel Beachtung geschenkt. Die Crista sylvii stellt sich bei PITHECANTHROPUS IV als eine Verdickung der Innenwand dar und dürfte als eine Verstärkung gegen die am Keilbeinflügel und weiter lateral ansetzenden Kräfte (der Innenverstrebung der Dura mater) zu verstehen sein. Verstärkungen in diesem Bereich lassen sich auch beim rezenten Menschen und den Pongiden, wenn auch in abgeschwächtem Maße, finden.

Nachstehend mögen noch einige kurze Bemerkungen zu weiteren Strukturen angeführt werden. Der Torus angularis tritt bei PITHECANTHROPUS IV auch als eine kaum merkliche Verdickung der Innenwand auf. Die Fossa jugularis ist bei PITHECANTHROPUS IV, wie es auch für Sangiran 14 berichtet wird, tief. Der Processus intrajugularis ist bei PITHECANTHROPUS IV kräftig, bei Sangiran 14 dagegen (Jacob, 1972b) nur schwach entwickelt.

4.9.9. Zusammenfassung der wichtigsten Erscheinungsformen der Basis cranii interna bei den fernöstlichen Exemplaren des Homo erectus und Vergleich mit OH 9

Die Ramification der Arteria meningea media ist bei PITHEC-

ANTHROPUS IV wie auch bei den übrigen Exemplaren bei gleichzeitiger Betonung des Ramus temporalis inferior einfach. In der Entwicklung der Fossae cerebellares und Fossae cerebrales zeigen PITHECANTHROPUS und SINANTHROPUS unterschiedliche Entwicklung. Die Vorwölbung des occipitalen Poles des Großhirns ist bei PITHECANTHROPUS weniger stark ausgeprägt als bei SINANTHROPUS, was mit der geringeren Entwicklung des occipitalen Teiles des Gehirns zusammenhängt. Die Fossae cerebellares, die bei SINANTHROPUS flach und kleinflächig sind, zeigen bei PITHECANTHROPUS einen unterschiedlichen Entwicklungsgrad. PITHECANTHROPUS IV und PITHECANTHROPUS VII heben sich von den übrigen Exemplaren durch ihre besondere Tiefe und Flächenausdehnung deutlich ab, was zumindest teilweise auf ihre Zugehörigkeit zum männlichen Geschlecht zurückzuführen sein dürfte.

Die von Weidenreich (1943) zur taxonomischen Trennung herangezogene Distanz zwischen Protuberantia occipitalis interna und Opisthocranion hat bei Erweiterung des evolutiven Rahmens über die Reihe von Homo erectus zum rezenten Menschen hinaus nur noch wenig Sinn, da die Werte für diese Distanz stark abhängig sind von

a) der jeweiligen Stärke und Ausdehnung der Nackenmuskulatur und der Lage des Schädels auf der Wirbelsäule,

b) der Größe des Cerebellum,

c) der Dicke der Schädelwand,

Faktoren, die teilweise getrennt voneinander individuell und geschlechtsspezifisch stark variieren können sowie in den Genera

AUSTRALOPITHECUS und HOMO unterschiedliche Entwicklung zeigen können.

Die Orientierung der Pyramide als mehr vertikal stehend oder mehr nach hinten geneigt ist nicht, wie Weidenreich einmal annahm, ein diagnostisches Merkmal für eine bestimmte, hohe Entwicklungstufe im Rahmen der menschlichen Evolution, während der es seiner Meinung nach zu einem zunehmend stärkeren Aufrichten der Hinterwand der Pyramide und schließlich einem Überhängen des Margo superior gekommen ist. Die tatsächlichen Verhältnisse liegen wesentlich komplizierter.

Mit Erwerb des aufrechten Ganges und der Verlagerung des Foramen occipitale magnum nach vorn kam es in der stammesgeschichtlichen Reihe Australopithecus → Homo zu einer veränderten Lagebeziehung der Teile der Basis zueinander, was in den vorangegangenen Kapiteln schon mehrfach angesprochen wurde. Die Schaltfunktion der Pyramide zwischen Kauapparat und Hirnschädel gewinnt für das Verständnis der Orientierung dieses Schädelteils wiederum besondere Bedeutung. Es ist die jeweilige Lage der Kontaktstelle zwischen Kauapparat und Hirnschädel und die Lage der postotischen Region zur übrigen Basis, die vermutlich den Grad der Vertikalstellung der Pyramide bestimmen. Da, wie schon gesagt, beide Teile unabhängig voneinander variieren, ist es primär die jeweilige Lagebeziehung der genannten Strukturen der Basis zueinander, die die Vertikalstellung der Pyramidenhinterwand bedingt. Eine artspezifische Häufung der Vertikalstellung der Hinterwand wird dadurch nicht ausgeschlossen. Sie reflektiert die einer Gruppe gemeinsamen relativen Lagebeziehungen der genannten Teile zueinander. Sie reflektiert aber

nicht, wie Weidenreich noch annahm, eine gemeinsame Stufe evolutiver Entwicklung überhaupt. Dies wird durch die deutliche Vertikalstellung bei taxonomisch so unterschiedlich einzuordnenden Individuen, wie OH 5, PITHECANTHROPUS IV und auch durch den rezenten Menschen belegt.

Genauere Lagebeziehungen lassen sich nur an einem vollständigen und intaktem Material herausarbeiten. So kann auch hier wiederum nur auf eine sehr interessante Problematik hingewiesen werden.

Die Massivität der Pyramide zeigt sich abhängig von der allgemeinen Massivität der Schädelknochen und der Robustizität der Exemplare, so wie auch die Crista occipitalis interna bei den grazileren Individuen weniger kräftig entwickelt ist als bei den robusten Typen.

Der Sulcus sinus sagittalis wendet sich bei

PITHECANTHROPUS II nach links,
PITHECANTHROPUS VI " links,
PITHECANTHROPUS VII " rechts, bei
PITHECANTHROPUS IV läßt sich der Verlauf des Sinus nach einer der beiden Seiten nicht verfolgen.

Als einziges für den Vergleich geeignetes Exemplar der afrikanischen Variante des Homo erectus liegt lediglich OH 9 vor, dessen Innenansicht von Rightmire (1979) beschrieben wurde. Nach dieser Beschreibung existieren zahlreiche Ähnlichkeiten zu den fernöstlichen Funden des Homo erectus. Die Crista occipitalis interna ist bei OH 9 dick und gerundet und steigt auf kurzer Strecke zur Protuberantia occipitalis interna an. Die

lateralen Arme der Eminentia cruciata sind im Vergleich dazu wenig entwickelt. Der Sulcus sigmoideus ist lateral klar definiert. In der Umgebung des Foramen occipitale magnum ist er nicht mehr ausgeprägt. Der Sulcus sinus sagittalis superioris wendet sich nach links, obwohl keine eigentliche Verbindung mit dem Sulcus sinus transversi besteht, der nicht klar, sondern nur in Spuren hervortritt. Die Fossae cerebellares sind tief eingegraben, aber klein im Vergleich zum rezenten Standard. Der hintere Teil der mittleren Schädelgrube steigt sanft gegen den stumpfen und abgeflachten Margo superior des Petrosum an. Die Hinterwand der Pyramide ist nahezu vertikal orientiert.

Von besonderem Interesse dürften zwei Details sein, und zwar zum einen die nahezu vertikale Stellung der Hinterwand der Pyramide, in der das Exemplar PITHECANTHROPUS IV, aber auch OH 9 und dem rezenten Menschen sehr ähnelt, und auf eine frühe Steilstellung der Pyramide in der Gattung Homo hinweist. Des weiteren sind es die kleinen Fossae cerebellares, in denen sich OH 9 von PITHECANTHROPUS IV absetzt. Ob dies als Zugehörigkeit von OH 9 zum anderen (weiblichen) Geschlecht zu werten ist, oder ob andere Gründe vorliegen, wäre an weiterem Material, wie u. a. an KNM-ER 3733, näher zu untersuchen.

Nun noch einige Bemerkungen zu den Dimensionen des Foramen occipitale magnum. Bezüglich der Länge des rekonstruierten Foramens liegt PITHECANTHROPUS IV mit 39 mm zusammen mit Solo, Schädel Nr. VI (41 mm) und Nr. XI (45 mm), La chapelle-aux-Saints (46 mm) und Broken Hill (41 mm) über den Durchschnittswerten, die Martin (1928) für weibliche (32,6 mm) und männliche (37,1 mm) Individuen des rezenten Menschen (Tobias,

1967) angeführt hat. Die Australopithecinen liegen dabei unter den für den rezenten Menschen angegebenen Werten (25 mm - 31,4 mm).

Bezüglich der Breite des Foramen occipitale magnum liegt PITHECANTHROPUS IV mit 29 mm im mittleren Bereich der für Homo sapiens angeführten Werte (26,5 mm - 34,3 mm). Auch bezüglich der Breite finden sich bei den Australopithecinen geringere Werte (21,3 mm - 3o,o mm), während die Werte für die übrigen Exemplare geringfügig über den für PITHECANTHROPUS IV gegebenen Werten liegen. Die Exemplare unterscheiden sich also deutlicher in der Länge als in der Breite des Foramen occipitale magnum zueinander.

5. Zusammenfassung und phylogenetische Bewertung von PITHECANTHROPUS IV

Zunächst wird die Schädelbasis von PITHECANTHROPUS IV ausführlich beschrieben. Ein besonderes Problem für die Erfassung und den Vergleich des Exemplars mit anderen Exemplaren ist neben der fragmentarischen Erhaltung sowie Verformung des Schädels durch die Lagerungsbedingungen besonders durch die allgemeine Asymmetrie des Schädels infolge der starken Kondylenasymmetrie gegeben.

Zum Phänomen der auffallenden Schädeldicke bei Homo erectus wird eine weitere Möglichkeit der Erklärung vorgestellt, die sich besonders auf die Konstruktionsform des Schädels, vor allem des Hirnschädels bezieht. Diese Hypothese dient gleichzeitig als Erklärung für die Entstehung eines Torus occipitalis transversus in der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Menschen als zugrundeliegendes Konzept. Für die jeweilige Ausprägung des Torus occipitalis transversus und der mit ihm in Verbindung stehenden Strukturen (Crista mastoidea, Crista supramastoidea, Crista occipitomastoidea) sind zahlreiche weitere Faktoren verantwortlich. Es wird der Versuch unternommen, diese aufzulisten. Von besonderer Bedeutung ist dabei die weite laterale Ausdehnung des M. semispinalis capitis, die bei den verschiedenen geographischen Varianten des Homo erectus eine unterschiedliche Entwicklung zeigt. Verschiedene Hypothesen, die sich mit der Torusproblematik beschäftigen, werden ausführlicher diskutiert. Es wird außerdem festgestellt, daß dem Torus occipitalis nur ein beschränkter phylogenetischer Aussagewert zukommen kann.

Orientierung, Lage und Konstruktion des Processus mastoideus werden im Rahmen der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Menschen in engem Zusammenhang mit der jeweiligen Funktion der an ihm anheftenden Muskulatur, besonders ihrem Beitrag zur Befestigung des Schädels auf der Wirbelsäule gesehen. Dazu wird auf die jeweilige Lagebeziehung des Processus mastoideus zu den Hinterhauptskondylen eingegangen. Aus dieser Lagebeziehung ergibt sich für die untersuchten Exemplare der Gattung Australopithecus und für Homo habilis eine fortgeschrittene Anpassung an den aufrechten Gang und eine Abwendung von der arborialen Lebensweise, eine These, die auch von Thompson (1982) in "Cliff habitat and the origin of bipedalism" erneut in die Diskussion gebracht wurde. Bezüglich des Processus mastoideus des rezenten Menschen wird ein weiterer Deutungsversuch für seine Entstehung vorgestellt.

Die Größe der Condyli occipitales zeigt sich bei den Pongiden und Hominiden mit der Schädelgröße korreliert. So findet man beispielsweise beim Pan im allgemeinen die kleinsten, beim Gorilla die größten Kondylen. Die Form der Kondylen spiegelt ihre Funktion wider, was im generellen Bild der jeweiligen Species zum Ausdruck kommt. Der bewegungsaktive, baumlebende Pan besitzt Kondylen, die eine vortreffliche Verkeilung zwischen Kopf und Halswirbelsäule bewirken. Der bodenlebende, adulte und vor allem männliche Gorilla weist dagegen lange, flache Kondylen auf, die das Kippmoment des Schädels reduzieren und die Feineinstellung der Bewegungen unterstützen. Die Orientierung der Kondylen zusammen mit der Lage des tiefsten Punktes und der maximalen Wölbung geben Informationen über die Verhältnisse des Übergangs vom Kopf zum Hals, bzw. des knöchernen Anschlusses des Kopfes an die Wirbelsäule, und über den Grad der Aufrichtung des Körpers.

Die "grazilen" Australopithecinen und der Homo habilis besitzen Kondylen, deren Länge etwa das zweifache ihrer Breite beträgt, Relationen also, die ungefähr denen des rezenten Menschen entsprechen. Der Condylus zeigt eine nahezu einheitliche Wölbung. Der tiefste Punkt liegt etwa in der Mitte der Artikulationsfläche. Der Condylus unterscheidet sich, was den Schädel betrifft, deutlich von dem des etwa gleichgroßen Pan, dessen vordere und hintere Kondylenflächen stark gegeneinander geneigt sind und dessen stärkere Neigung nach lateral ebenfalls die Keilform untermauert. Die "robusten" Australopithecinen zeigen entsprechend ihrem größeren Schädel auch eine Tendenz zur Vergrößerung der Kondylen.

Der Condylus occipitalis von KNM-ER 3883 ist in groben Zügen als eine Zwischenstufe zwischen dem der "grazilen" Australopithecinen bzw. des Homo habilis und dem des PITHECANTHROPUS IV zu sehen. Er stellt eine vergrößerte Ausgabe des Condylus der "grazilen" Australopithecinen bzw. des Homo habilis dar. Der Condylus von PITHECANTHROPUS IV kommt dem des rezenten Menschen insgesamt schon sehr nahe. Es fehlt aber noch die für diesen kennzeichnende "Stielung" des Condylus im vorderen Bereich.

Die Fossa mandibularis wird im größeren vergleichend-morphologischen Rahmen erörtert. Die Vorderwand der Fossa läßt in der Reihe "grazile" Australopithecinen - Homo habilis - Homo erectus im Vergleich zu den rezenten Pongiden eine zunehmende Steilstellung erkennen, die mit der Lage des Unterkiefers zum übrigen Schädel zusammenhängt. Die "robusten" Australopithecinen zeigen in Abhängigkeit von ihrem großen Kauapparat bezüglich der Steilstellung der Vorderwand teilweise eine parallele Entwicklung zu Homo erectus resp. Homo sapiens.

Die Hinterwand der Fossa mandibularis, die zumeist vom Tympanicum gebildet wird, ist in ihrer Stellung abhängig von der Lage der Pyramide, die als lagelabiles Element zwischen der Kontaktstelle des Kauapparates und dem Hirnschädel angesehen werden kann. Da beide unabhängig voneinander variieren (Vogel, 1966) kommt es in der Reihe der Primaten zur mehrmaligen Vertikalstellung des Tympanicum. Die Vertikalstellung ist nicht, wie lange Zeit angenommen wurde, einmalig auf die Species Homo sapiens beschränkt. Der "robuste" Australopithecus KNM-ER 406 zeigt eine, wie auch bei der Stellung der Vorderwand der Fossa mandibularis, dem rezenten Menschen parallele Entwicklung. Die Steilstellung des Tympanicum wurde in der Gattung Homo bereits sehr früh erreicht. Die wahrscheinlich zu den frühesten Vertretern des Homo erectus zählenden Exemplare KNM-ER 3733 und KNM-ER 3883 sowie PITHECANTHROPUS IV und OH 9 weisen eine solche bereits auf. Sie ging jedoch bei einigen ihnen nachfolgenden Exemplaren der Species, wohl im Zusammenhang mit der zunehmenden Verlängerung des Schädels, wieder verloren.

Die Pongiden besitzen im allgemeinen ein horizontalliegendes bzw. dachfirstartiges Tympanicum. Bei einigen Exemplaren des Pongo konnte jedoch, ebenso wie bei einigen Exemplaren des Papio, auch ein vertikalgestelltes Tympanicum beobachtet werden. Auf die vermuteten Hintergründe für die Vertikalstellung in diesen beiden Gruppen wird kurz eingegangen.

Die "grazilen" Australopithecinen sowie Homo habilis besitzen im allgemeinen dachfirstförmige und evoluiert dachfirstförmige Tympanica. Die fernöstlichen Vertreter des Homo erectus

weichen in der Ausbildung des Tympanicum von PITHECANTHROPUS IV ab. Sie zeigen röhrenförmige sowie dachfirstartig-konvexe Tympanica - und damit auch eine andere Entwicklung. Größe und Form des Porus acusticus externus sind von der Stellung der Pyramide abhängig, die Auspräung der Vagina proc. styloidei von der Stellung sowie der Lage des Tympanicum.

Der Verlauf der Arteria meningea media wird bei PITHECANTHROPUS IV dargestellt. Im Anschluß wird auf die Problematik der Distanz zwischen Protuberantia occipitalis interna und Opisthocranion (= Inion) bezüglich der taxonomischen Trennung ausführlich eingegangen und die unterschiedliche Größenentwicklung der Fossae cerebellares et cerebrales diskutiert. Die stark vertikale Orientierung der Hinterwand der Pyramide ist, wie die vertikale Orientierung des Tympanicum, von der Lage des "Füllmaterials" Pyramide zwischen der Kontaktstelle Kauapparat und der Lage der postotischen Region des Schädels abhängig. Diese vertikale Orientierung ist nicht nur, wie Weidenreich (1943) einmal angenommen hat, für den rezenten Menschen charakteristisch, sondern tritt im Rahmen der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Menschen mehrere Male auf. Es kommt keineswegs zu der von Weidenreich vermuteten zunehmenden vertikalen Orientierung der Hinterwand der Pyramide. Diese wird für das Exemplar OH 5 berichtet, ist bereits bei den frühen Exemplaren des Homo erectus vorhanden (PITHECANTHROPUS IV und OH 9) und im Rahmen der Gesamtentwicklung als eine spezielle Lagebeziehung der genannten Teile der Basis zueinander zu verstehen.

Eine geradlinige Entwicklung zum rezenten Menschen, so wie Weidenreich sie bezüglich vieler Strukturen der Basis noch sah, hat es nicht gegeben. Die Umgestaltung des Schädels erfolgte unter dem Einfluß verschiedener Variablen, die unabhängig voneinander variieren und in den unterschiedlichen geographischen Varianten des Genus Homo zu einer unterschiedlichen Entwicklung der Einzelstrukturen geführt haben.

Bezüglich der phylogenetischen Bewertung von PITHECANTHROPUS IV sind zwei Aspekte besonders interessant, es sind dies die Stellung des Exemplars zu den ihm zeitlich folgenden fernöstlichen Exemplaren der Species Homo erectus und seine Stellung zu den ihm zeitlich vorangehenden afrikanischen Funden der Species sowie zu Homo habilis.

In der Gesamtentwicklung des Hinterhauptes steht PITHECANTHROPUS IV zusammen mit OH 9, PITHECANTHROPUS I, II, VI und VII auf annähernd gleicher Entwicklungsstufe. Die zeitlich jüngeren javanischen Exemplare (wie z. B. die Funde von Ngandong) weisen ebenso wie die bisher bekannten chinesischen Funde eine Zunahme der Schädelhöhe und eine stärkere Verlängerung des Hinterhauptes auf. Die Exemplare von East Rudolf (Lake Turkana), KNM-ER 3733 und KNM-ER 3883, zeigen eine deutlich geringere Entwicklung des Hinterhauptes als OH 9 und PITHECANTHROPUS IV und vermitteln, sowohl was die Größe als auch die Form des Hinterhauptes betrifft, zwischen diesen und Homo habilis. Was die Ausdehnung des M. semispinalis capitis nach lateral angeht, so fügt sich PITHECANTHROPUS IV in den Rahmen, den die fernöstlichen Exemplare setzen, ein und hebt sich deutlich von OH 9 und den Exemplaren von East Rudolf ab.

Der Torus occipitalis transversus und die mit ihm in Verbindung stehenden lateralen Strukturen sind nur mit Einschränkung für eine phylogenetische Analyse brauchbar und sollen hier ausgespart bleiben.

In der Konstruktion und Orientierung des Processus mastoideus setzt sich PITHECANTHROPUS IV deutlich von den ihm unmittelbar folgenden javanischen Exemplaren ab und zeigt große Ähnlichkeit zu KNM-ER 3733, KNM-ER 3883 und OH 9. Die chinesischen Funde zeigen teils eine Fortführung der Entwicklung des Processus mastoideus der javanischen Individuen, teils durch die Tendenz zur Verbreiterung der lateralen Basis des Mastoids eine Modernisierung der Gesamtkonstruktion. Die Konstruktion und Orientierung des Processus mastoideus wird hier als Ausdruck seiner Funktion und der jeweiligen Lagebeziehung zwischen Kopf und Wirbelsäule verstanden. Der außerordentlich kräftige Processus bei PITHECANTHROPUS IV ist weit mehr als ein Hinweis auf die Zugehörigkeit des Exemplars zum männlichen Geschlecht zu verstehen. Der Ausdruck des sexuellen Dimorphismus kann bezüglich des Processus mastoideus - im Gegensatz zu vielen anderen Teilaspekten - bei Homo erectus sehr gering sein, wie es die Individuen PITHECANTHROPUS II und PITHECANTHROPUS VII belegen.

Bezüglich der Condyli occipitales ist die Beurteilung durch die außerordentlich geringe Zahl der Vergleichsexemplare sehr erschwert, so daß nur ein wenig differenziertes Bild als Basis dienen muß. Es läßt sich mit einiger Vorsicht sagen, daß PITHECANTHROPUS IV im Bau der Hinterhauptskondylen, besonders was die Dimensionen der Kondylen angeht, Verhält-

nisse erreicht hat, wie sie für Homo sapiens zutreffen. Vor allem im Fehlen der "Stielung" des Condylus zeigt PITHECANTHROPUS IV aber noch "archaische" Verhältnisse: Der Anschluß der Wirbelsäule ist unmittelbar nach kaudal und nicht gleichfalls nach vorn zu gerichtet, wie beim rezenten Menschen. PITHECANTHROPUS IV zeigt sich bezüglich des Condylus weiter als KNM-ER 3883 entwickelt.

Weniger in den morphologischen Details als in der Orientierung der Vorderwand sowie der Tiefe der Fossa mandibularis und ihrer Lage zu den übrigen Strukturen steht PITHECANTHROPUS IV dem Exemplar OH 9 sehr nahe. Wesentlicher für die phylogenetische Beurteilung des Exemplars dürften aber die Stellung und der Bau der Hinterwand der Fossa, d.h. die Orientierung und der Bau des Tympanicum sein. Hierin zeigt PITHECANTHROPUS IV eine weit größere Übereinstimmung mit KNM-ER 3733 und KNM-ER 3883 sowie OH 9 als mit den ihm zeitlich unmittelbar folgenden javanischen und chinesischen Exemplaren des Homo erectus. Es muß hier hervorgehoben werden, daß im Bau des Tympanicum KNM-ER 3733 und KNM-ER 3883 einen außerordentlich modernen Eindruck machen, noch mehr als OH 9 und PITHECANTHROPUS IV.

Diese Affinität von PITHECANTHROPUS IV zu der afrikanischen Form des frühen Homo erectus gilt auch für andere Details, die mit der Stellung von Pyramide und Tympanicum zusammenhängen, wie Größe, Form und Orientierung der äußeren Ohröffnung und ihre Lagebeziehung zu den unmittelbar benachbarten Strukturen der Basis. Die besondere Lagebeziehung der Pyramide zur Fossa mandibularis und zum Processus mastoideus

sowie zur hinteren Schädelgrube dürfte für die Beurteilung der phylogenetischen Stellung von PITHECANTHROPUS IV von besonderer Bedeutung sein, ein Faktum, das sich auch bei der Vertikalstellung der Pyramide in der Innenansicht noch einmal niederschlägt.

PITHECANTHROPUS IV steht in einiger Hinsicht der afrikanischen Funden des Homo erectus näher als den bisher bekannten ihm zeitlich folgenden javanischen Exemplaren. Es steht teils vermittelnd zwischen beiden Gruppen, teils lassen sich seine Züge bei den javanischen Exemplaren nicht mehr verfolgen. Es ist als ein Exemplar anzusprechen, das zwischen beiden geographischen Varianten derselben Species vermittelt. Aufgrund des morphologischen Vergleichs ist PITHECANTHROPUS IV zeitlich jünger als KNM-ER 3733 und KNM-ER 3883 und zeitlich älter als OH 9 einzuschätzen. Eine Einstufung in den Zeitbereich zwischen 1,1 - 1,5 Mio. Jahren ist damit sehr wahrscheinlich. Aufgrund der hier dargelegten Betrachtungsweise, die sich im wesentlichen auf die Konstruktionsform des Gesamtschädels, die Orientierung, Lage und Form von Einzelstrukturen sowie die Lagebeziehung der einzelnen Teile zueinander bezieht und die jeweilige Funktion zu berücksichtigen versucht, kann zwischen den hier untersuchten Individuen des Homo habilis und frühen Exemplaren des Homo erectus kein direkter Übergang abgeleitet werden.

5. Literaturverzeichnis

Ankel, F. (1967): Morphologie von Wirbelsäule und Brustkorb. In: Primatologia, Handbuch der Primatenkunde, Vol. IV, L. 4. S. Karger, Basel, New York.

Ankel, F. (197o): Einführung in die Primatenkunde. Gustav Fischer Verlag, Stgt.

Ashton, E.H. & Zuckerman, S. (1952a): The Mastoid Process in the Chimpanzee and Gorilla. Am. J. Phys. Anthrop. 1o: 145-151.

Ashton, E.H. & Zuckerman, S. (1952b): Age changes in the position of the occipital condyles in the chimpanzee and gorilla. Am. J. Phys. Anthrop. 1o: 277-288.

Ashton, E.H. & Zuckerman, S. (1954): The anatomy of the articular fossa (Fossa mandibularis) in man and apes. Am. J. Phys. Anthrop. 12: 29-5o.

Bernhard, W. (1975): Kraniometrische Untersuchungen zur funktionellen Morphologie des oberen Kopfgelenkes beim Menschen. Gegenbaurs morph. Jahrb., Leipzig 122: 2o3-231.

Biegert, J. (1956): Das Kiefergelenk der Primaten, seine Altersveränderungen und Spezialisationen in Gestaltung und Lage. Morph. Jb. 97: 249-4o4.

Black, D. (1931): On an adolescent skull of SINANTHROPUS PEKINENSIS in comparison with an adult skull of the same species and with other hominid skulls, recent and fossil. Palaeontologia sinica. Ser. D., Vol. VII, Fasc. ii.

Boaz, N.T., Howell, F.C. & McCrossin, M.L. (1982): Faunal age of the Usno, Shungura B and Hadar Formations, Ethiopia. Nature, 3oo: 633-635.

Braus, H., fortgef. v. Elze, C. (1954): Anatomie des Menschen. Ein Lehrbuch für Studierende und Ärzte. 1. Bd.: Bewegungsapparat. 3. Aufl. Springer, Berlin-Gött.-Heidelberg.

Brown, F.H. (1982): Tulu Bor Tuff at Koobi Fora correlated with Sidi Hakoma Tuff at Hadar. Nature, 3oo: 631-633.

Campbell, B.G. (1963): Quantitative taxonomy and human evolution. In: Classification and Human Evolution. S.L. Aldine, Chicago: 5o-74.

Campbell, B.G. (1965): The nomenclature of the Hominidae including a definitive list of hominid taxa. R. Anthrop. Inst., Occ. Papers No. 22.

Campbell, B.G. (1979): Entwicklung zum Menschen. G. Fischer-Verlag, Stgt.

Corrucini, R.S. (1974): Calvarial shape relationships between fossil hominids. Yearbook of Physical Anthropology 18: 89-1o9.

Danielli, J.F. & Davsen, H. (1935): A contribution to the theory of permeability of thin films. J. cell. comp. Physiol. 5: 495-5o8.

Day, M.H. (1982): 'Lucy' jilted? Nature, 3oo: 574.

Demes, B. (1977): Der Torus occipitalis in der Evolution der Hominiden. Diplomarbeit, Frankfurt, 91 S.

Ecker, A. (1878): Über den queren Hinterhauptswulst (Torus occipitalis transversus) am Schädel verschiedener aussereuropäischer Völker. Archiv für Anthropologie 1o: 115-122.

Engeling, P. (1979): Morphometrische Untersuchungen an der Schädelbasis catarrhiner Primaten unter funktionsmorphologischen Gesichtspunkten. Diplomarbeit, Göttingen,

Grahe, K. (1928): Hat der Muskelzug des Sternocleidomastoideus einen Einfluß auf die Pneumatisation des Processus mastoides? Zschr. Hals-Nas.-Ohr. hk. 2o: 278-29o.

Gray, H. (1977): Anatomy, descriptive and surgical. Bounty Books, New York.

Groth, W. (1937): Vergleichend-anatomische Untersuchung zur Frage der Entstehung des Warzenfortsatzes beim Menschen und den Menschenaffen. Morph. Jb. 79: 547-599.

Groth, W. (1938): Der Warzenfortsatz des Menschen als Knochenleiste am Schädel und sein inneres Gefüge. Anat. Anz. 85: 249-261.

Heim, J.-L. (1982): Les enfants néandertaliens de La Ferrassie. Masson & Cie. Edts., Paris.

Howell, F.C. (1978): Hominidae. In: Evolution of African Mammals. Edits. V.J. Maglio & Cooke, H.B.S., Harvard University Press, Cambridge, Mass.: 154-248.

Howells, W.W. (198o): Homo erectus - Who, When and Where: A Survey. Yearbook of Physical Anthropology 23: 1-23.

Hublin, J.J. (1978): Le Torus occipital transverse et les structures associées: Evolution dans le genre Homo. T. I, II. Thèse, Paris, 176 S.

Ivenhoe, F. (1979): Direct Correlation of Human Skull Vault Thickness with Geomagnetic Intensity in some Northern Hemisphere Populations. Jounal of Human Evolution 8: 433-444.

Jacob, T. (1966): The sixth skull cap of Pithecanthropus erectus. Am. J. Phys. Anthrop. 25: 243-26o.

Jacob, T. (1972a): The absolute date of the Djetis beds at Modjokerto. Antiquity 46: 148.

Jacob, T. (1972b): New hominid finds in Indonesia and their affinities. Mankind 8: 176-181.

Jacob, T. (1972c): The problem of head-hunting and brain-eating among pleistocene men in Indonesia. Archaeology and Physical Anthropology in Oceania 7: 81-91.

Jacob, T. (1973): Palaeoanthropological discoveries in Indonesia with special reference to the finds of the last two decades. J. Hum. Evol. 2: 473-485.

Jacob, T. (1975): Morphology and Paleoecology of early man in Java. In: Paleoanthropology: Morphology and Paleoecology, Hrsg. Tuttle, R.H., The Hague, Mouton: 311-325.

Jacob, T. & Curtis, G.H. (1971): Preliminary Potassium-Argon dating of early man in Java. Contr. Univ. Calif. Archaeol. Res. Facil. 12: 5o.

Joedicke, J. Hrsg. (1962): Dokumente der Modernen Architektur. Bd. 2: Schalenbau. Karl Krämer Verlag, Stgt.

Knese, K.-H. (1948): Kopfgelenk, Kopfhaltung und Kopfbewegung des Menschen. Zschr. Anat. Entw. gesch. 114: 67-1o7.

Koenigswald, G.H.R. von (194o): Neue Pithecanthropus-Funde 1936-1938. Wet. Meded. Dienst Mijnb. Ned. Oost-Indie, Bandung, 28: 1-223.

Koenigswald, G.H.R. von (1942): The South African Man-Apes and PITHECANTHROPUS. Carnegie Inst. Washington Publ. No.: 53o: 2o5-222.

Koenigswald, G.H.R. von (1949): The discovery of early man in Java and southern China. In: Early man in the Far East. Ed. W.W. Howells. Philadelphia. Stud. Phys. Anthrop. 1: 89-98.

Koenigswald, G.H.R. von (195o): Fossil Hominids of the Lower Pleistocene of Java. 18th Int. geol. Congr., London, 1948: 58-61.

Koenigswald, G.H.R. von & Weidenreich, F. (1939): The relationship between PITHECANTHROPUS and SINANTHROPUS. Nature 144: 926-929.

Krantz, G.S. (1963): The Functional Significance of the Mastoid Process in Man. Am. J. Phys. Anthrop. 21: 591-593.

Kummer, B. (1953): Untersuchungen über die Entwicklung der Schädelform des Menschen und einiger Anthropoiden. Borntraeger, Berlin-Nikolassee.

Laitman, J.T. (1977): The Ontogenetic and Phylogenetic Development of the Upper Respiratory System and Basicranium in Man. Ph.D. Dissertation, Yale University.

Laitman, J.T., Heimbuch, R.C. & Crelin, E.S. (1979): The basicraniumof fossil hominids as an indicator of their upper respiratory system. Am. J. Phys. Anthrop. 51: 15-34.

Martin, R. & Saller, K. (1957/59): Lehrbuch der Anthropologie, Bd. I u. II, 3. Aufl.; G. Fischer Verlag, Stgt.

McCown, T.D. & Keith, Sir Arthur (1939): The Stone Age of Mount Carmel. Clarendon Press, Oxford.

Molnar, S. & Ward, S.C. (1977): On the Hominid Masticatory Complex: Biomechanical and Evolutionary Perspectives. J. Hum. Evol. 6: 557-568.

Misch, M. (19o5): Beiträge zur Kenntnis der Gelenkfortsätze des menschlichen Hinterhauptes und der Varietäten in ihrem Bereiche. Med. Diss. Berlin, 1o5 S.

Mündnich-Prag, K. (1937): Zur Frage der Entwicklung der Pneumatisation des Warzenfortsatzes und seines Wachstums. Zschr. Hals-Nas.-Ohr.hk. 42: 193-218.

Ninkovich, D. & Burckle, L.H. (1978): Absolute age of the base of the hominid-bearing beds in Eastern Java. Nature 275: 3o6-3o8.

Oakley, K.P. & Campbell, B.G., Hrsg. (1967): Catalogue of Fossil Hominids, Part I: Africa. British Museum (Nat. Hist.), London.

Oakley, K.P. & Campbell, B.G., Hrsg. (1971): Catalogue of Fossil Hominids, Part II: Europe. British Museum (Nat. Hist.), London.

Oakley, K.P., Campbell, B.G. & Molleson, T.I. (1975): Catalogue of Fossil Hominids, Part III: Americas, Asia, Australia. British Museum (Nat. Hist.), London.

Pauwels, F. (1960): Eine neue Theorie über den Einfluß mechanischer Reize auf die Differenzierung der Stützgewebe. Z. Anat. u. Entw. gesch. 121: 478-515.

Pauwels, F. (1965): Gesammelte Abhandlungen zur funktionellen Anatomie des Bewegungsapparates. Springer, Berlin.

Picq, P. (1982): L'articulation temporo-mandibulaire d'Homo erectus: Evolution morphologique, biometrie, allometrie, le passage Homo erectus/Homo habilis. Congés Internat. de Paléontologie Humaine, Nice, Résumés: 52

Poirier, P. & Charpy, A. (1931): Traité d'Anatomie Humaine, Tome premier. Masson & Cie., Paris.

Protsch, R. (1976): The significance of Kohl-Larsen's hominid finds in Tanzania. In: Proceedings of the Canadian Association of Physical Anthropology: HOMO ERECTUS, an Interantional Symposion in Honor of Davidson Black. University of Toronto Press, Toronto.

Protsch, R. (1981): Die Archäologischen und Anthropologischen Ergebnisse der Kohl-Larsen-Expeditionen in Nord-Tanzania 1933-1939. Hrsg. H. Müller-Beck, Verl. Archaeologica Venatoria, Inst. f. Urgeschichte der Univ. Tübingen.

Rauber-Kopsch (1968): Lehrbuch und Atlas der Anatomie des Menschen, Bd. I:Bewegungsapparat; Neubearbeitet von G. Töndury. Georg Thieme Verlag, Stgt.

Rightmire, G.P. (1979): Cranial remains of Homo erectus from Bed II and IV, Olduvai Gorge, Tanzania. Am. J. Phys. Anthrop. 51: 99-116.

Roux, W. (1895): Gesammelte Abhandlungen über die Entwicklungsmechanik der Organismen, Bd. I u. II. Engelmann, Leipzig.

Sakka, M. (1972): Anatomie comparée de l'Ecaille de l'Occipital (Squama occipitalis P.N.A.) et des Muscles de la Nuque chez l'Homme et les Pongidés, I^{e}Partie:Ostéologie. Mammalia 36: 696-75o.

Sartono, S. (1968): Early man in Java: Pithecanthropus skull VII, a male specimen of Pithecanthropus erectus (I). Proc. Acad. Sci. Amst. B. 71:396-422.

Sartono, S. (1973): On cranial measurements of Pithecanthropus erectus (Pithecanthropus VIII). Geological Survey of Indonesia, Ser. Paleont. 4: 1-21.

Schaafhausen, H. (1858): Zur Kenntnis der ältesten Rassenschädel. Arch. Anat. Physiol. 25: 453-478.

Schmidt, H.-M. & Dahm, P. (1977): Die postnatale Entwicklung des menschlichen Os temporale. Gegenbaurs morph. Jahrb., Leißzig 123: 484-513, 589-62o, 689-698.

Schultz, A.H. (1952): Über das Wachstum der Warzenfortsätze beim Menschen und den Menschenaffen. Homo 3: 1o3-1o9.

Schwarz, M. (1937): Der Erbfaktor bei der Pneumatisation des Warzenfortsatzes. Der Erbarzt 5: 59-62.

Semah, F., Semah, A.-M., Sartono, S., Zaim, Y. & Djubiantono, T. (1981/82): L'Age et l'Environnement des Homo erectus de Java: Nouveau résultats Paléomagnetiques et Palynologiques. L'Anthropologie 85/86, No. 3

Sergi, G. (19o9/1o): Sull' asimmetria dei condili occipitali nell' uomo. Atti Soc. Rom. Anthrop. 15: 173-186.

Sobotta-Becher (1972): Atlas der Anatomie des Menschen, 1. Band. Urban & Schwarzenberg, München.

Solecki, R. (1963): Prehistory in Shanidar valley, Iraq. Science 139: 179-193.

Thompson, W.F. (1982): Cliff habitat and the origin of bipedalism. Congrés Intern. de Paléontologie Humaine, Nice: Résumés S. 37

Thomsen, W. (1933/34): Über die Funktion des Musculus sterno-cleidomastoideus. Zschr. Anat. Entw. gesch. 1o2: 1-36.

Tobias, P.V. & Koenigswald, G.H.R. von (1964): A comparison between the Olduvai hominines and those of Java and some implications for hominids phylogeny. Nature 2o4: 515-518.

Tobias, P.V. (1967): Olduvai Gorge, Vol. 2: The Cranium and Maxillary Dentition of Australopithecus (Zinjanthropus) boisei. Ed. L.S.B. Leakey. University Press, Cambridge.

Vogel, Ch. (1966): Morphologische Studien am Gesichtsschädel catarrhiner Primaten. Bibliotheca Primatologica, Fasc. 4, S. Karger, Basal.

Waldeyer, W. (19o9): Der Processus retromastoideus. Die Crista, der Sulcus und die Tubercula supramastoidea nebst Bemerkungen über die Lineae nuchae, die Crista occipitalis externa und die Impressiones occipitales. Abhandl. kgl. Preuss. Akad. Wiss., Physik.-Math. Classe, Berlin.

Waldeyer, A. (1975): Anatomie des Menschen, 1. u. 2. Teil, 13. Aufl.; De Gruyter-Verlag, Berlin.

Walker, A.C. & Leakey, R.E.F. (1978): The hominids of East Turkana. Sci. Am. 239: 54-66.

Weidenreich, F. (1938): The ramification of the middle meningeal artery in fossil hominids and its bearing upon phylogenetic problems. Palaeont. Sinica, new ser. D, no. 3, whole ser. no. 11o, 16 S.

Weidenreich, F. (194oa): Man or ape? Nat. Hist. 45: 32-37.

Weidenreich, F. (194ob): The torus occipitalis and related structures in the course of human evolution. Bull. Geol. Soc. China 19: 48o-558.

Weidenreich, F. (1943): The skull of Sinanthropus pekinensis: a comparative study on a primitive hominid skull. Palaeont. Sinica, new ser. D, no. 1o, whole ser. no. 127: 1-484.

Weidenreich, F. (1945): Giant early man from Java and South China. Anthrop. Papers Amer. Mus. Nat. Hist. 4o: 1-134.

Weidenreich, F. (1947): Some particulars of skull and brain of early hominids and their bearing on the problem of the relationship between man and anthropoids. Am. J. Phys. Anthrop. 5: 387-418 (Reprint 1971).

Weidenreich, F. (1951): Morphology of Solo Man. Anthrop. Papers Amer. Mus. Nat. Hist. 43(3): 2o3-29o.

Welcker, F. (ohne Jahreszahlangabe): Anthropologische Untersuchungen über das Atlantooccipitalgelenk bei Menschen und Affen. Verlag Natur u. Kultur, München.

White, T.D., Johanson, D.C. & Kimbel, W.H. (1981): Australopithecus africanus: its Phyletic Position reconsidered. South Afr. J. Sci. 77: 445-47o.

Wolpoff, M.H. (198o): Paleoanthropology. Alfred A. Knopf, New York.

Wood, B.A. & Dean, M.C. (1981): Comparative basicranial morphology of Plio-Pleistocene hominids: background studies and fossil evidence. X. UISPP-Congress, Comission VII: Los Hominidos más antiguos, Mexico, 1981.

Wu Rukang (1981): Recent Advances of Chinese Palaeontology. Third Dr. S. T. Huang-Chan Memorial Lecture, University of Hong Kong. Occasional Paper's Ser. II: 1-35.

Zuckerman, S., Ashton, E. H. & Pearson, J. B. (1962): The Styloid of the Primate Skull. Bibl. primat. 1: 217-228.

Nachtrag:

Demes, B. (1982): Über die mechanische Beanspruchung der Schädelbasis von Primaten. Diss. Bochum. +

Bemerkungen:

+ - siehe Anmerkung auf S. 99

Tabelle 1

Breite des M. semispinalis capitis zwischen seinen beiden lateralen Endpunkten

PITHECANTHROPUS IV	93 mm
PITHECANTHROPUS II	97 mm
PITHECANTHROPUS VI	93 mm
PITHECANTHROPUS VII	96 mm
SINANTHROPUS III	75 mm
SINANTHROPUS X	75 mm
SINANTHROPUS XI	81 mm
SINANTHROPUS XII	8o mm
OH 9	75 mm
KNM-ER 3733	68 mm

Tabelle 2

BREADTHS OF THE OCCIPITAL CONDYLE AND FORAMEN MAGNUM AND THEIR RATIO IN HOMINIDS AND ANTHROPOIDS (IN MM.)

Primate	Breadth of occipital condyle	Breadth of foramen magnum	Index
Sangiran 14	11-12	35	31.4-34.2
Sangiran 4[a]	13.4	29	46.2
Ngandong VI[b]	11	31.5	35
Ngandong XI[b]	9-10	29	31.0-34.5
A. boisei[c]	10.3-10.9	26.1	39.1-41.8
H. sapiens (Negro)[d]	9-17 (12.3)	22-34 (28.5)	43.2
Pongo[e]	8-13 (10.6)	21-28 (24.9)	36.0-59.1 (41.6)

TABLE 3

DIMENSIONS OF THE OCCIPITAL CONDYLE IN HOMINIDS AND ANTHROPOIDS (IN MM.)

Primate	Breadth	Length	Index
Sangiran 14	11	19	57.9
Sangiran 4[a]	13.4	21-26	51.6-63.7
Ngandong VI[b]	11	18	61.1
Ngandong XI[b]	9-10	21	42.8-47.6
A. boisei[c]	10.3	20.0	51.5
H. sapiens (Negro)[d]	9-17 (12.3)	15-29 (22.8)	36.7-85.0 (54.4)
Pongo[e]	8-13 (10.6)	17-23 (19.1)	34.8-70.6 (55.8)

[a] Weidenreich (1945)
[b] Jacob (1967b)
[c] Tobias (1967)
[d] Jacob (unpublished data on 100 American Negro skulls, Howard University Department of Anatomy)

aus Jacob, 1972

Tab. 3 *Dimensions and indices of the mandibular fossa in* Zinjanthropus *and other hominoids (mm.)*

	Length	Breadth	Depth	L/B index	D/L index	D/B index
Zinjanthropus (L)	*c.* 27·6	35·9	8·5	*c.* 76·9	*c.* 30·8	23·7
(R)	27·9	32·9	8·8	*c.* 84·8	31·5	26·7
Paranthropus•						
SK 48 (L)	*c.* 26·4	*c.* 31·4	?9·5	*c.* 84·1	*c.* 36·0	*c.* 30·3
(R)	*c.* 25·2	*c.* 32·4	9·0	*c.* 77·8	*c.* 35·7	*c.* 27·8
Kromdraai† (L)	28·1	31·5	10·0	89·2	35·6	31·7
Australopithecus•						
MLD 37/38 (L)	23·1	31·6	7·5	73·1	32·5	23·7
(R)	22·3	29·3	8·0	76·1	35·9	27·3
Homo erectus						
H. e. pekinensis (mean)	18·8	25·0	13·9	75·2	74·0	55·6
H. e. erectus II	28	?23	13	?123	46·4	56·5
H. e. erectus IV	28	?28	18	?100	64·3	64·3
Homo sapiens						
European ♂ (mean)	23·5	21·5	12·5	109·5	53·2	58·2
New Caledonian ♂ (mean)	27·0	26·0	16·5	104·0	61·1	63·4
Amerindian ♀ (mean)	23·0	26·0	16·0	88·4	69·5	61·5
Pongidae						
Gorilla ♂ (mean)	27	46	10	58·7	37·1	22·1
Chimpanzee ♂ (mean)	25	29	7	86·3	27·9	24·1
Orang-utan ♂ (mean)	18	40	9	45·0	50·0	22·5

• These measurements were made by myself on the original specimens, through the courtesy of Dr John T. Robinson and of Professor R. A. Dart.

† The Kromdraai dimensions, presumably based upon a cast, were given by Weidenreich (1943) as 27, 29 and 11·5 mm. respectively (Table X, p. 46).

Aus Tobias (1967)

Tabelle 4

Größe des Porus acusticus externus osseus (in mm)
und sein Formcharacter

Exemplar:		Länge:	Höhe:	gen. Form:
PITHECANTHROPUS IV	re	7,o	21,o	) vert. elliptisch
	li	8,o	18,o	
PITHECANTHROPUS II	re	9,o	1o,o	) rund
	li	9,o	9,o	
SINANTHROPUS III+	re	1o,5	8,o	) horiz. elliptisch
	li	11,5	8,o	
SINANTHROPUS V+	re	9,5	12,o	) vert. elliptisch
	li	9,o	14,o	
SINANTHROPUS XI+	li	1o,o	1o,o	rund
SINANTHROPUS XII+	li	11,o	9,o	horiz. elliptisch
OH 9++		6,5	14,o	vert. elliptisch
OH 5+++	re	9,7	11,6	quer bis vert. ellipt.

\+ Weidenreich (1943)
++ Rightmire (1979)
+++ Tobias (1967)

Tabelle 5

Distanz zwischen Opisthion und Protuberantia occipitalis interna

Australopithecus:	
L 338y:6 (A. boisei?)	25 mm
OH 5 (A. boisei)	28 mm
Homo erectus:	
PITHECANTHROPUS IV	34 mm
PITHECANTHROPUS II	26 mm
PITHECANTHROPUS VII	35 mm
SINANTHROPUS XI (Innenausguß)	ca. 25 mm

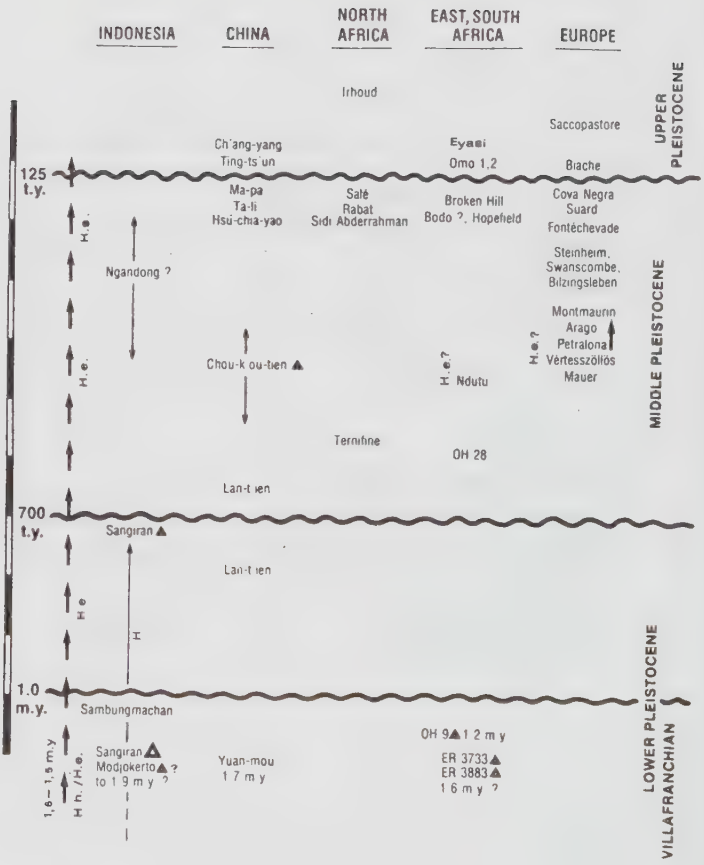


Abb. 1a.
Grobe Übersicht zur Verteilung der im Text genannten Homo erectus-Funde in Raum und Zeit und ihre Stellung zu den ihnen zeitlich folgenden Funden. Die in den Vergleich einbezogenen Exemplare sind speziell gekennzeichnet (▲). Die chronologische Einordnung (absolut oder relativ) einiger Individuen ist unsicher. (Erläuterungen: H. h. = Homo habilis, H. e. = Homo erectus, H. s. = Homo sapiens).

Darstellung, leicht abgewandelt, nach Howells, 1980.

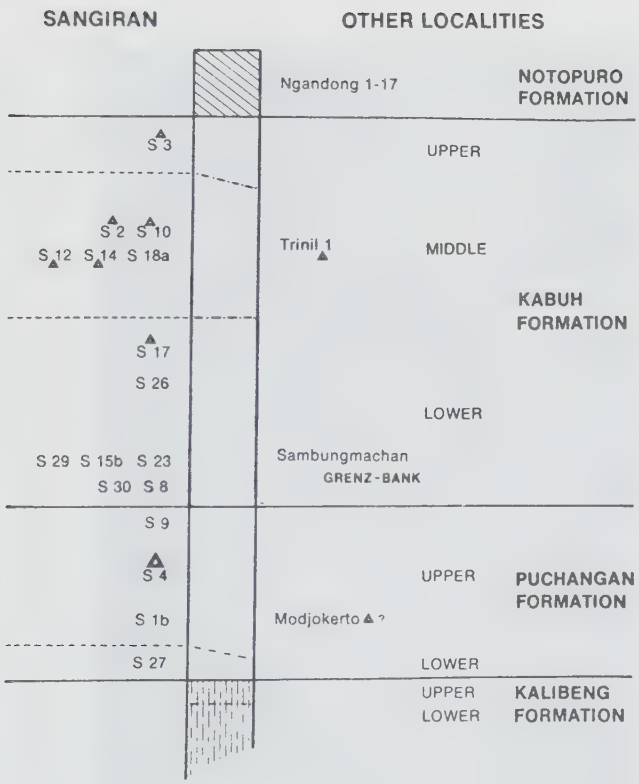


Abb. 1b.
Geologische Verteilung der javanischen fossilen hominiden Funde nach Howells (1980). Die im Text erwähnten Exemplare wurden speziell gekennzeichnet (▲). Erläuterung zu den Abkürzungen: S = Sangiran.

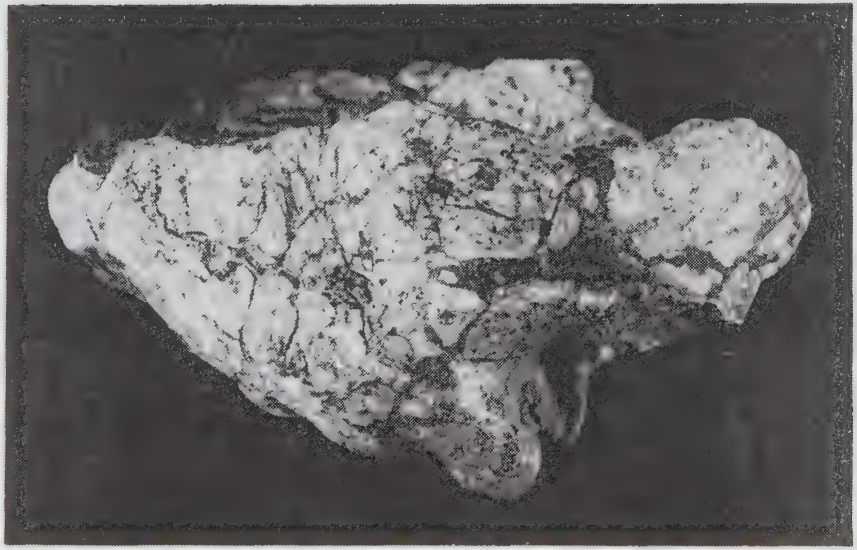


Abb. 2a.
PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) - Facies lateralis dextra. 1/1.

Abb. 2b.
PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) - Facies lateralis dextra. 1/1.

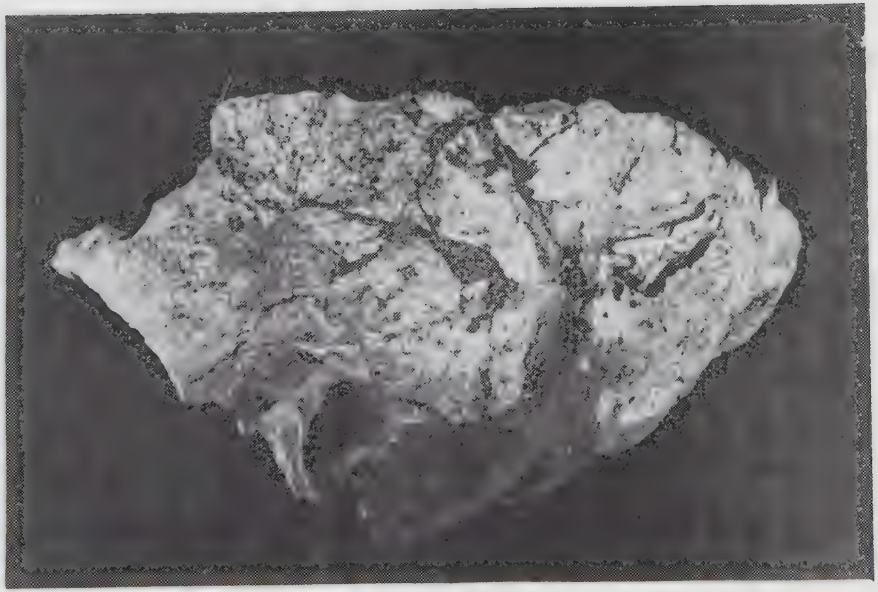


Abb. 3a.
PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) - Facies lateralis sinistra. 1/1.

Abb. 3b.
PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) - Facies lateralis sinistra. 1/1.

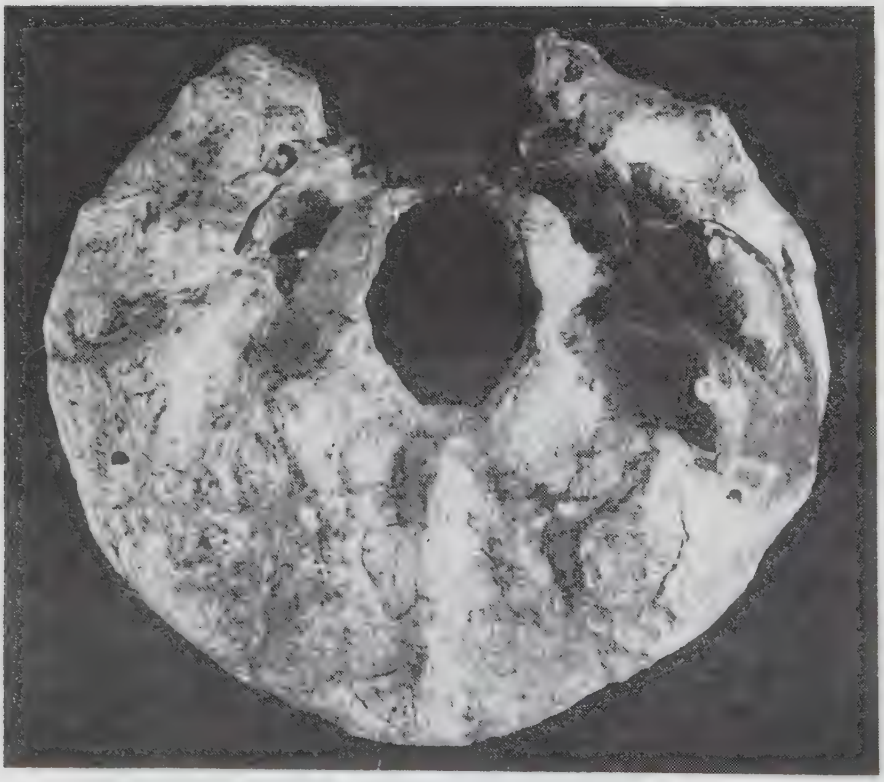


Abb. 4a.

PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) - Facies basalis. 1/1.

Abb. 4b.

PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) - Facies basalis. 1/1.

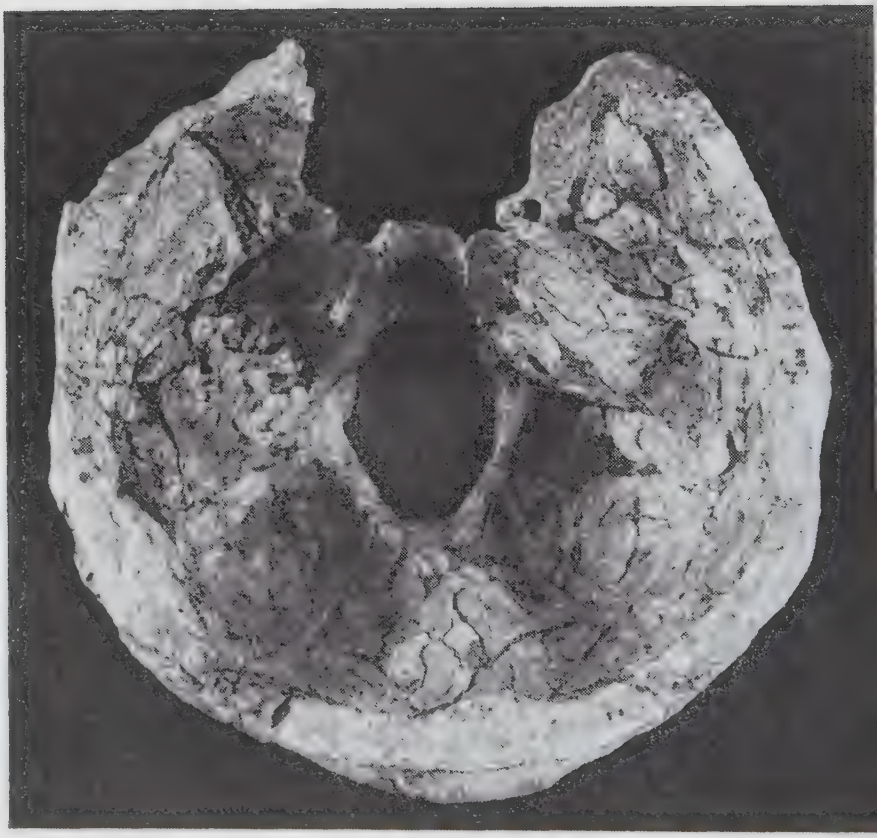


Abb. 5a.

PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) - Basis cranii interna. 1/1.

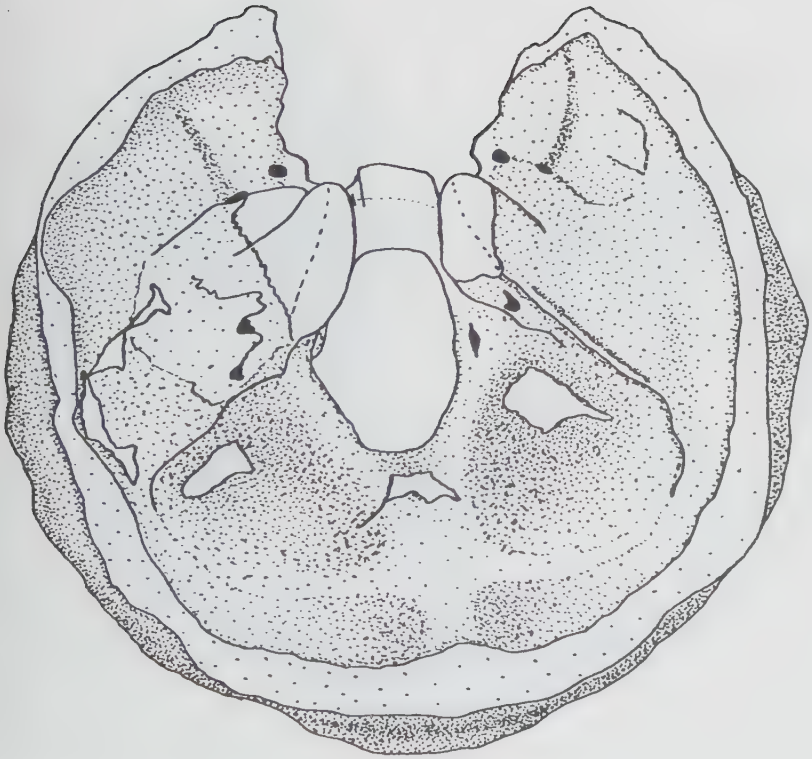


Abb. 5b.
PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) - Basis cranii interna. 1/1.

Abb. 6a.
Symmetrieverhältnisse bei PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) - transv. Ebene durch die Mitte der beiden Condyli. 1/1.

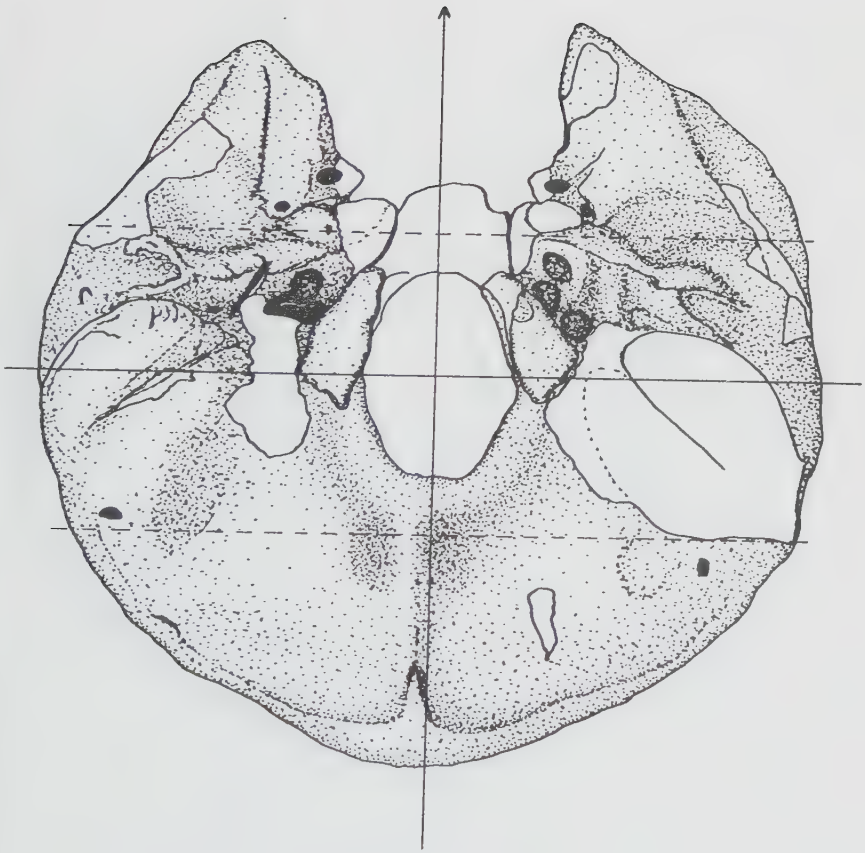


Abb. 6b.
Symmetrieverhältnisse bei PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) - sagittale Ebene durch die Mitte des Foramen occipitale magnum. 1/1.

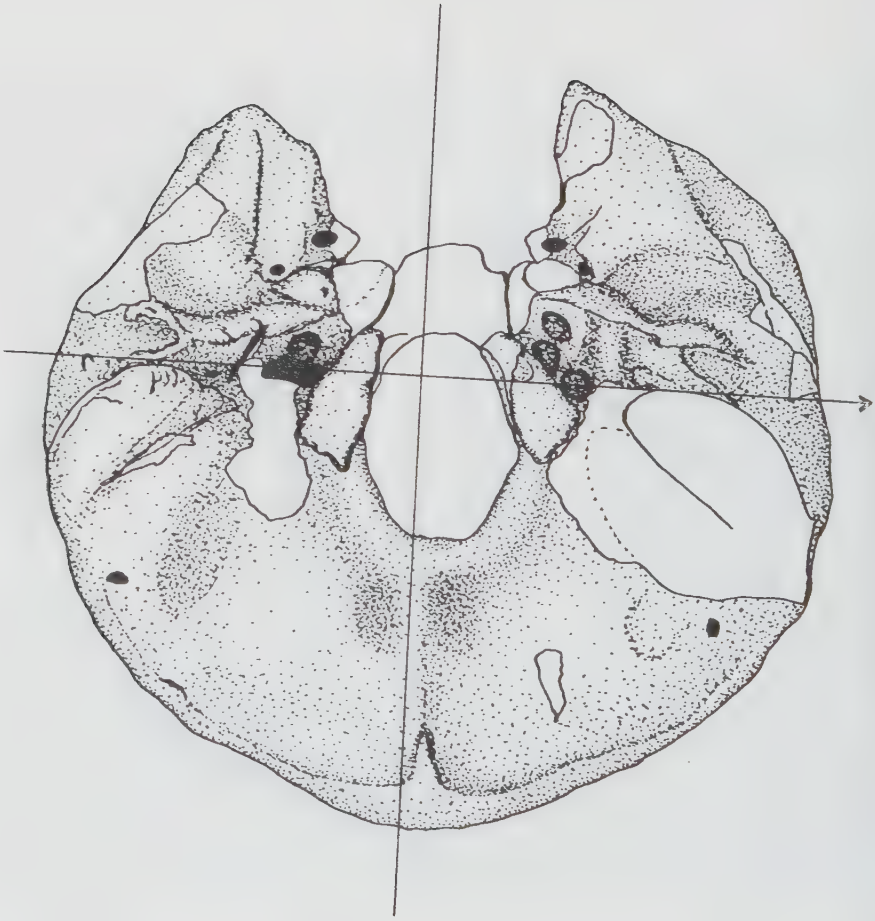


Abb. 6c.
Symmetrieverhältnisse bei PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) - transv. Ebene, die den Hinterrand der beiden Poria miteinander verbindet. 1/1.

Abb. 6d.
Symmetrieverhältnisse bei PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) - sagittale Ebene durch die Mitte der Crista occipitalis externa. 1/1.

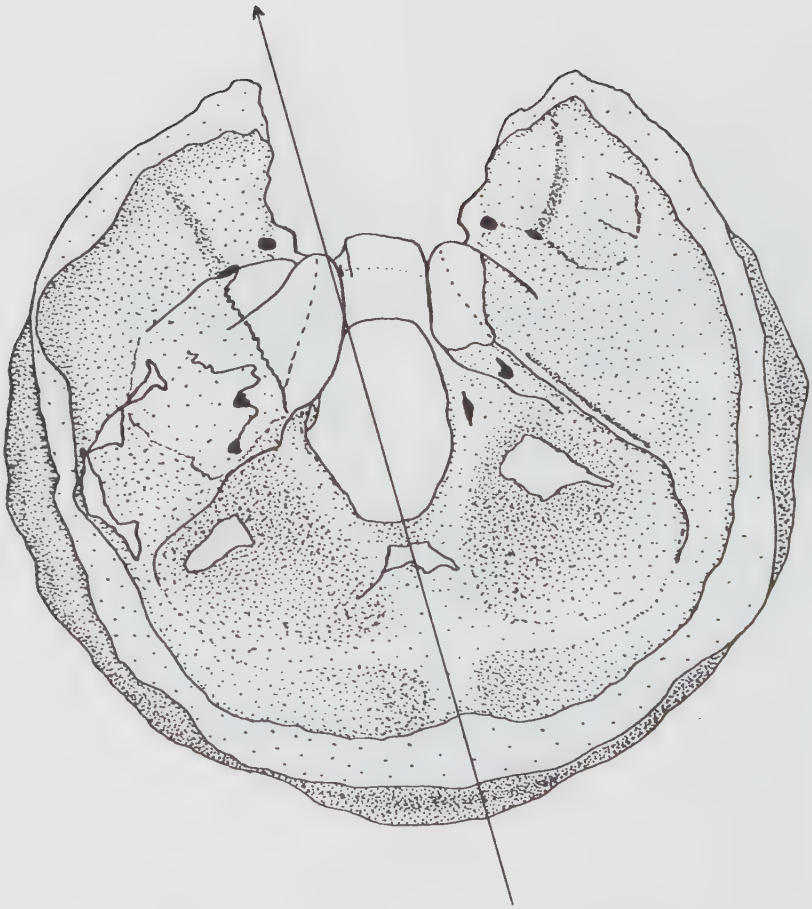


Abb. 6e.
Symmetrieverhältnisse bei PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) - sagittale Ebene durch die Mitte der Crista occipitalis interna. 1/1.

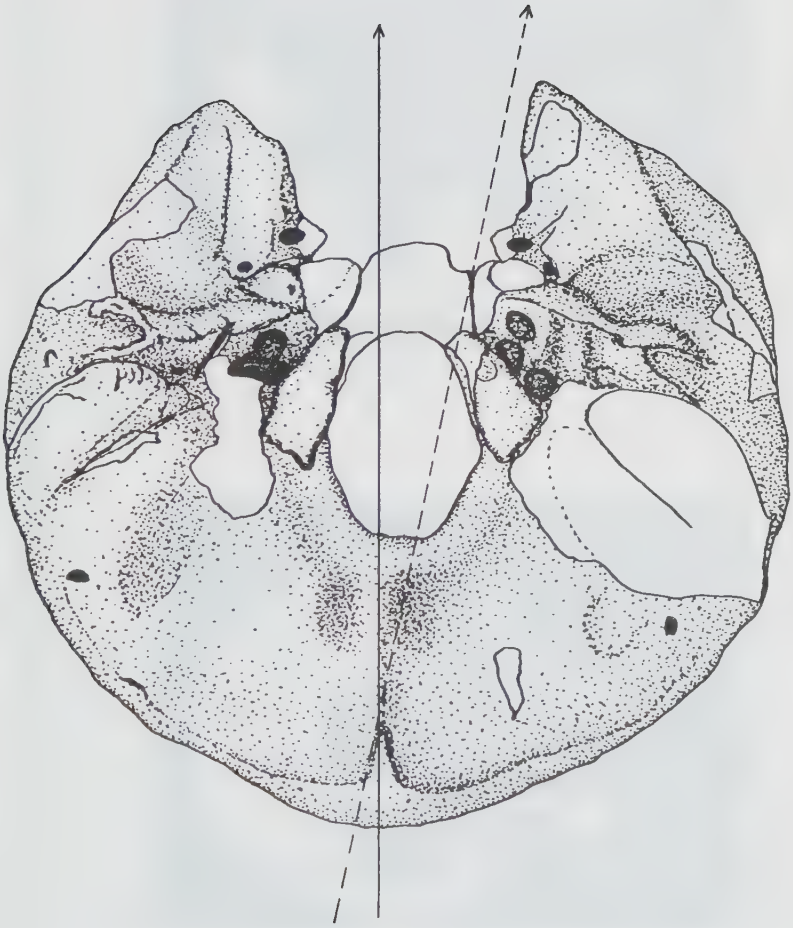


Abb. 6f.
Symmetrieverhältnisse bei PITHECANTHROPUS IV (Sangiran 4) - Sagittalebenen durch die Mitte von Crista occipitalis externa et interna. 1/1.

Abb. 7. Asymmetrische Entwicklung der Schädelbasis bei einem Schädel mit ausgeprägter Kondylenasymmetrie

Erläuterung zu den Abkürzungen in den Abbildungen 8a und 8b:

M. tr.	=	M. trapezius
M. sem. c.	=	M. semispinalis capitis
M. spl. c.	=	M. splenius capitis
M. r. c. p. mai	=	M. rectus capitis posterior maior
M. r. c. p. mi	=	M. rectus capitis posterior minor
M. obl. c. s.	=	M. obliquus capitis superior
M. st. cl. m.	=	M. sternocleidomastoideus
M. long. c.	=	M. longissimus capitis
M. dig.	=	Venter posterior m. distastrici
M. r. c. l.	=	M. rectus capitis lateralis
M. occip.	=	M. occipitalis

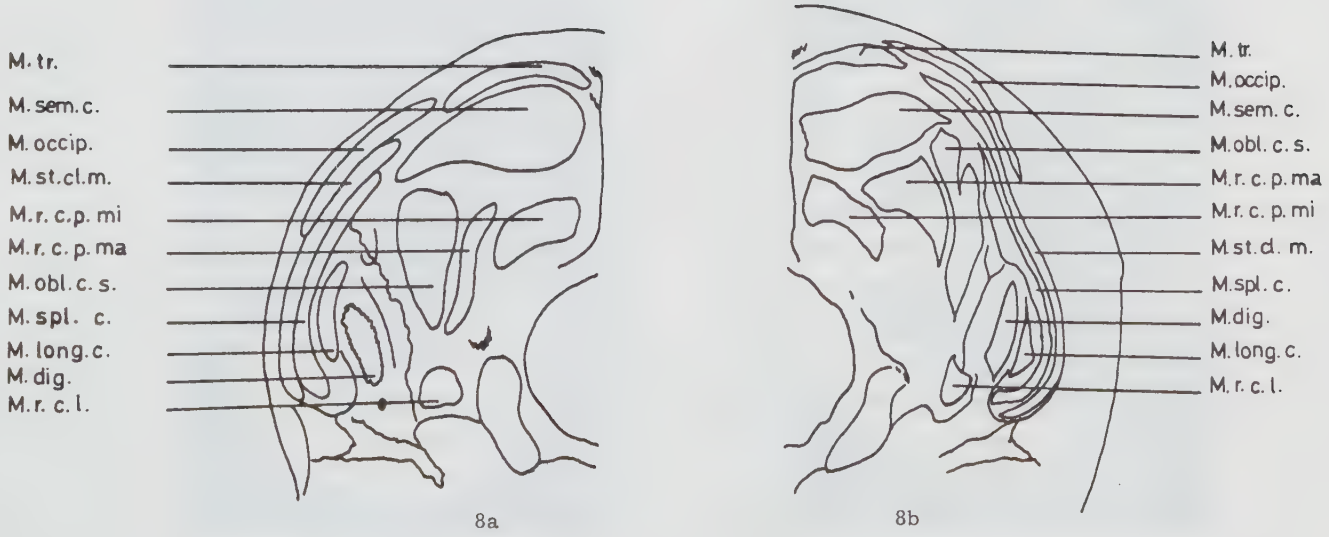


Abb. 8a u. 8b.

Schema der Anheftungsstellen der Muskulatur der hinteren äußeren Schädelbasis beim rezenten Menschen nach Gray (1977) links, nach Braus-Elze (1954) rechts, Erklärung zu den Abkürzungen nebenstehend

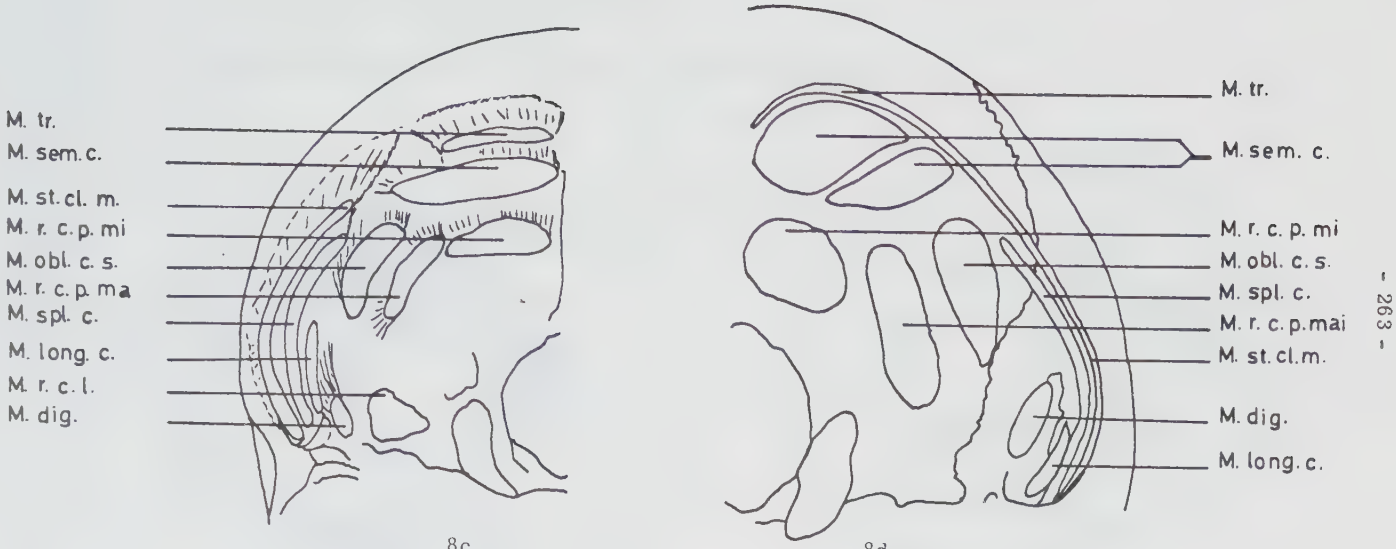
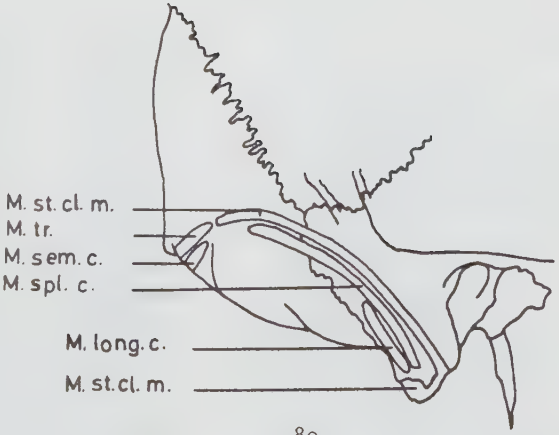
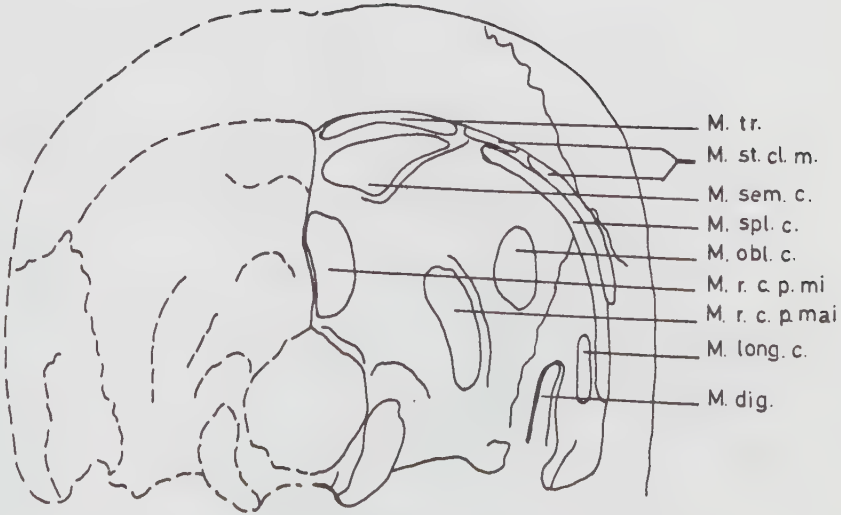


Abb. 8c u. 8d.

Schema der Anheftungsstellen der Muskulatur der hinteren äußeren Schädelbasis beim rezenten Menschen nach Sobotta-Becher (1972) links, nach Hublin (1978) rechts, Erklärung zu den Abkürzungen wie in Abb. 8a u. 8b.



8e

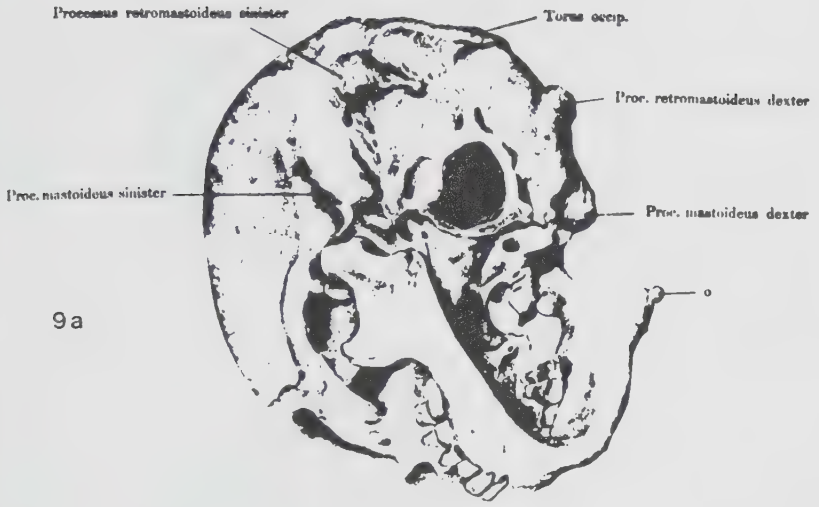


8f

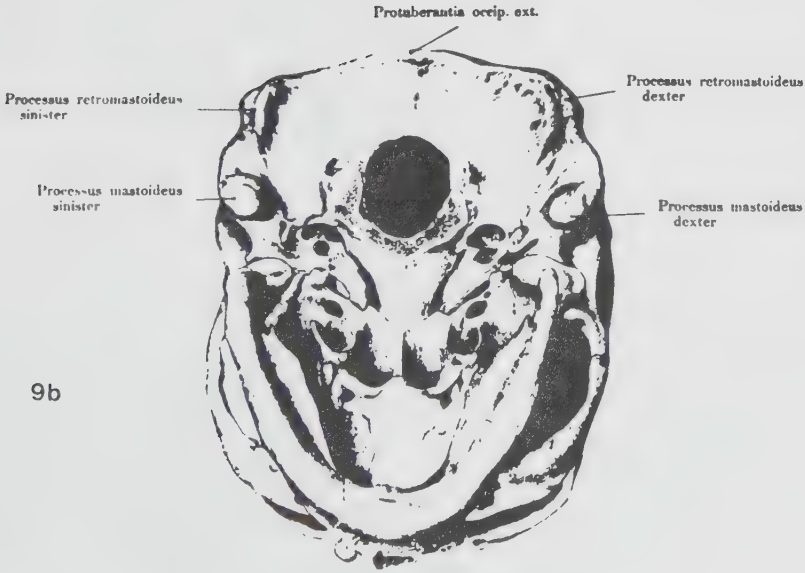
Abb. 8e u. 8f.

Schema der Anheftungsstellen der Muskulatur der hinteren äußeren Schädelbasis beim rezenten Menschen nach Sakka (1972),

Erklärung zu den Abkürzungen wie in Abb. 8a u. 8b.



9a



9b

Abb. 9a u. 9b.
Der Processus retromastoideus nach Waldeyer (1909).

Erläuterung zu den Abkürzungen in den Abbildungen 11a + 11 b:

s	=	M. semispinalis capitis
o	=	M. obliquus capitis superior
r.mi	=	M. rectus capitis posterior minor
r. mai	=	M. rectus capitis posterior maior
d	=	Venter posterior m. digastrici
r.l	=	M. rectus capitis lateralis

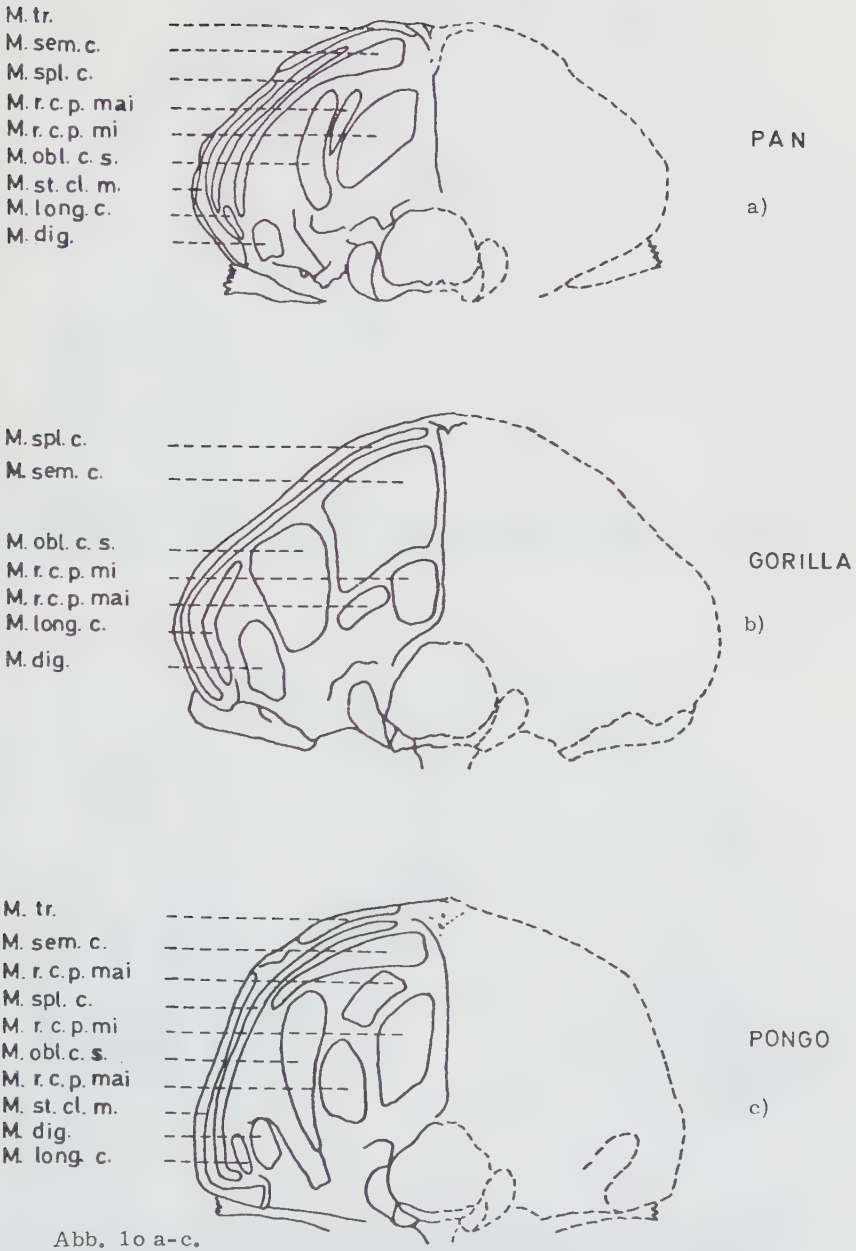


Abb. 1o a-c.
Schema der Anheftungsstellen der Muskulatur der hinteren äußeren Schädelbasis bei den Pongiden nach Sakka (1972), Erklärung zu den Abkürzungen wie in Abb. 8a u. 8b.

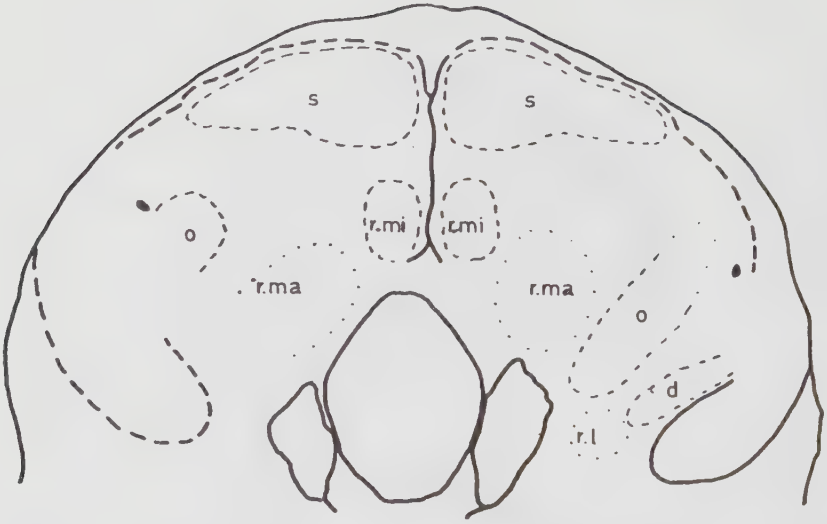


Abb. 11a.

Verteilung der medialen Nackenmuskulatur bei PITHECANTHROPUS IV, Erklärung zu den Abkürzungen nebenstehend. 1/1.

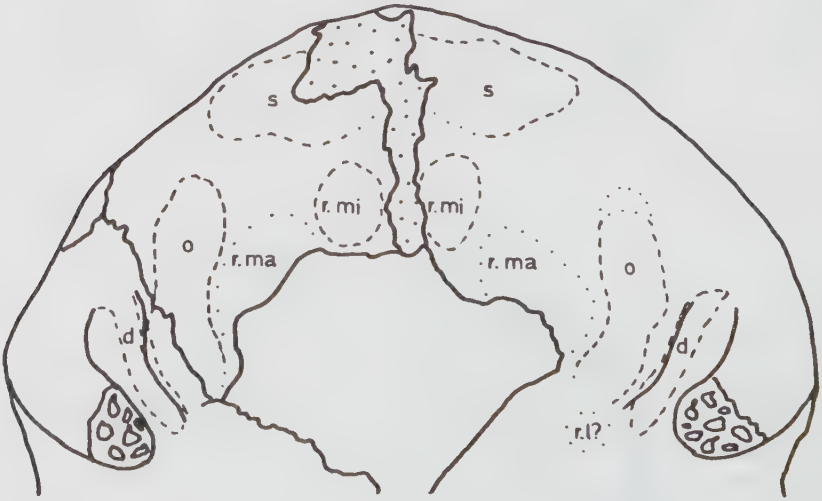


Abb. 11b.

Verteilung der medialen Nackenmuskulatur bei OH 9, Erklärung zu den Abkürzungen nebenstehend. 1/1.

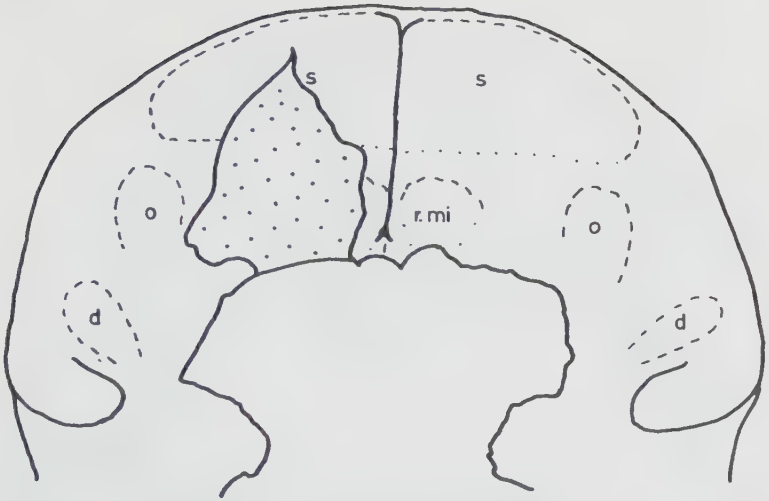


Abb. 11c.
Verteilung der medialen Nackenmuskulatur bei PITHECANTHROPUS II,
Erklärung zu den Abkürzungen wie in Abb. 11a. 1/1.

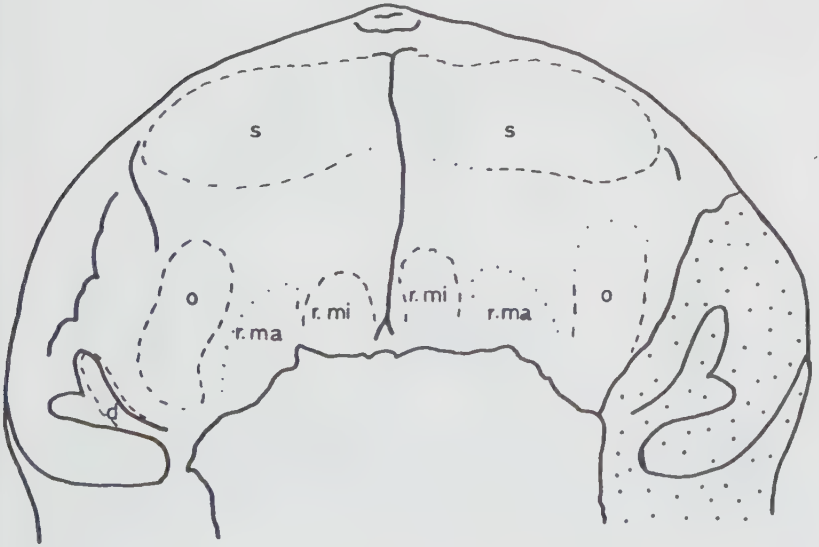


Abb. 11d.
Verteilung der medialen Nackenmuskulatur bei PITHECANTHROPUS VII,
Erklärung zu den Abkürzungen wie in Abb. 11a. 1/1.

Abb. 11e.
Verteilung der medialen Nackenmuskulatur bei SINANTHROPUS XI,
Erklärung zu den Abkürzungen wie in Abb. 11a. 1/1.

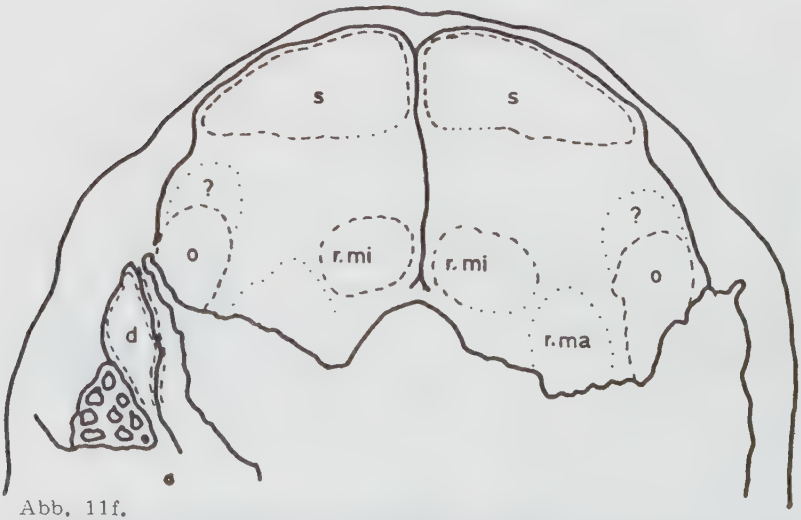


Abb. 11f.
Verteilung der medialen Nackenmuskulatur bei SINANTHROPUS XII,
Erklärung zu den Abkürzungen wie in Abb. 11a. 1/1.

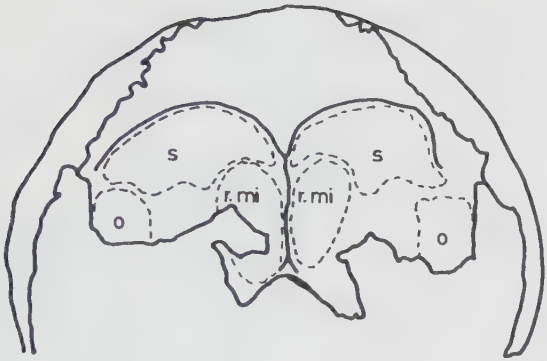


Abb. 12a.
Verteilung der medialen Nackenmuskulatur bei L 338 y:6 (Omo),
Erklärung zu den Abkürzungen wie in Abb. 11a. 1/1.

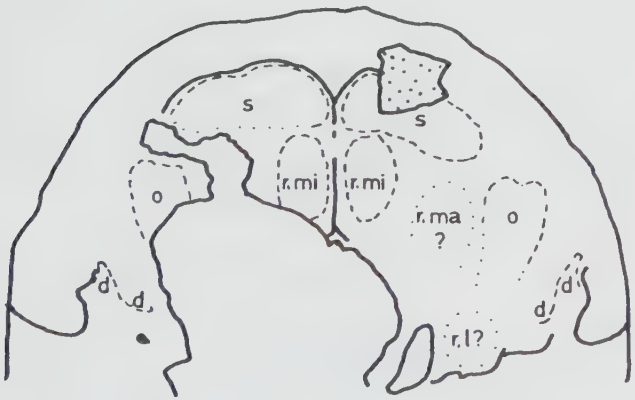


Abb. 12b.
Verteilung der medialen Nackenmuskulatur bei KNM-ER 1813,
Erklärung zu den Abkürzungen wie in Abb. 11a. 1/1.

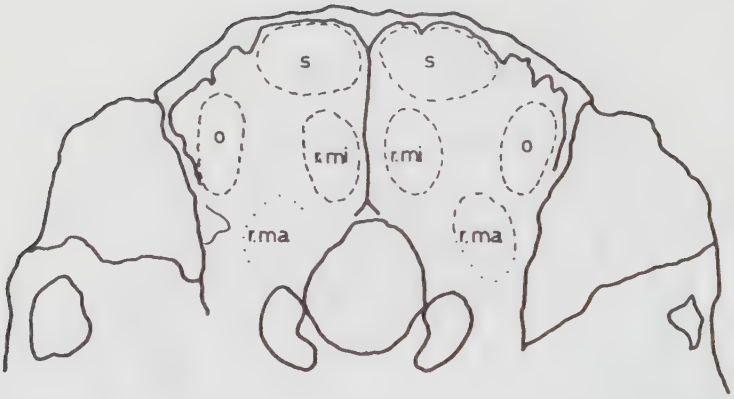


Abb. 12c.
Verteilung der medialen Nackenmuskulatur bei OH 5,
Erklärung zu den Abkürzungen wie in Abb. 11a. 1/1.

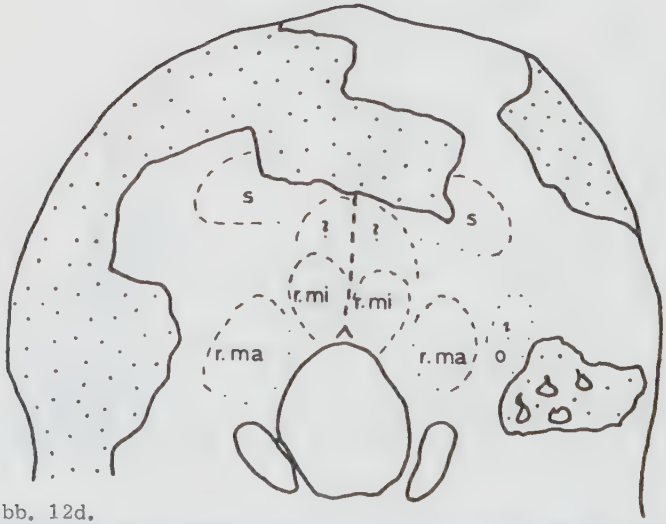


Abb. 12d.
Verteilung der medialen Nackenmuskulatur bei OH 24,
Erklärung zu den Abkürzungen wie in Abb. 11a. 1/1.

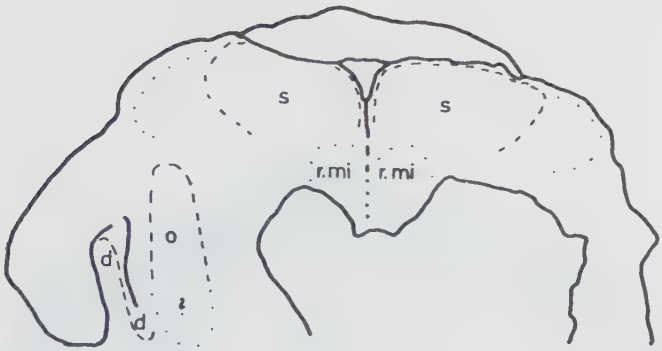


Abb. 12e.
Verteilung der medialen Nackenmuskulatur bei KNM-ER 18o5,
Erklärung zu den Abkürzungen wie in Abb. 11a. 1/1.

Abb. 13.
Der Torus occipitalis transversus und die mit ihm in Verbindung stehenden lateralen Strukturen bei SINANTHROPUS XI (nach Weidenreich, 1943).

Erläuterungen: cm= Crista mastoidea, co = Crista occipitomastoidea, cs = Crista supramastoidea, csg = Crista sagittalis, st = Sulcus supratoralis, t = Torus occipitalis, tp = Torus angularis ossis parietalis

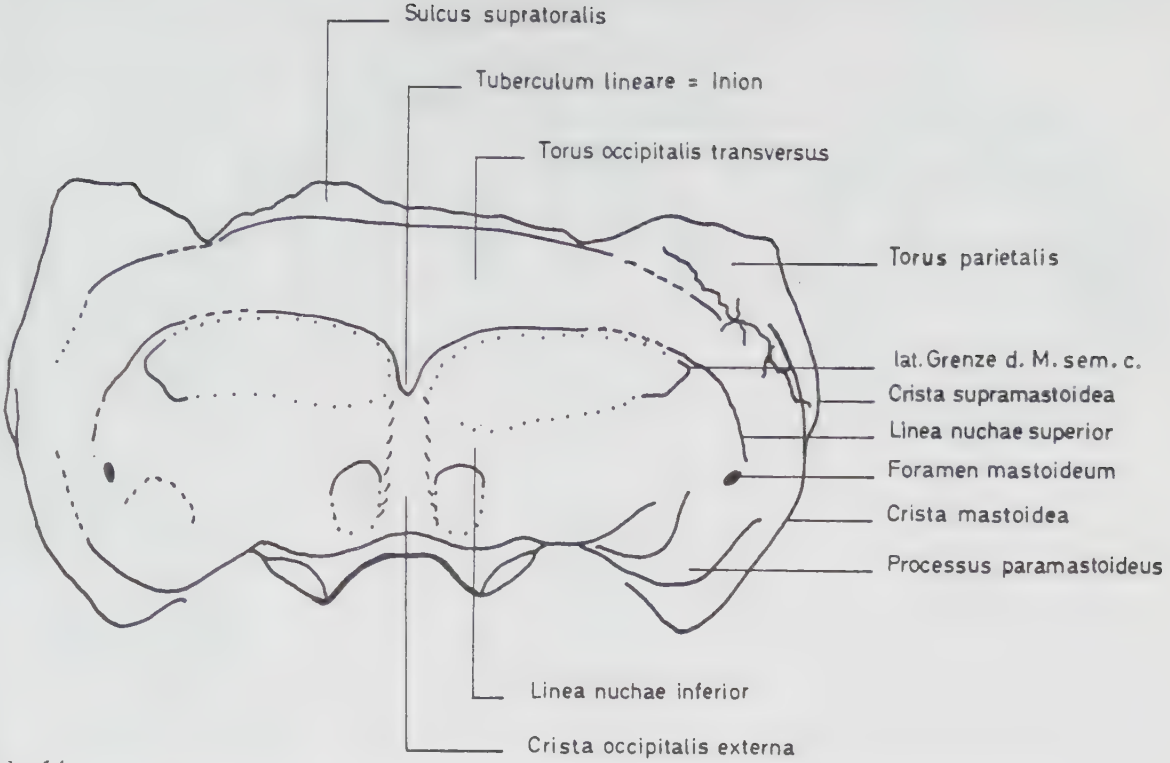


Abb. 14.
Der Torus occipitalis transversus und die mit ihm in Verbindung stehenden lateralen Strukturen bei PITHECANTHROPUS IV. 1/1.

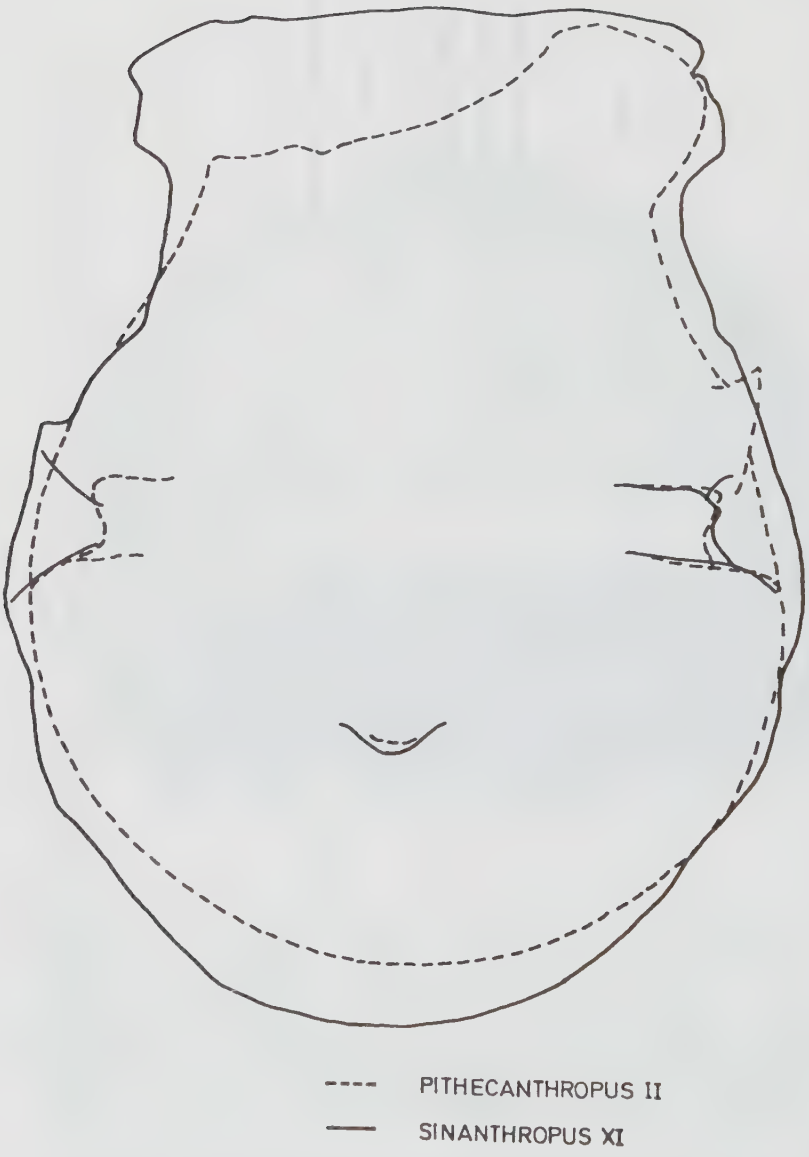


Abb. 15.
Vergleich der Hinterhauptsentwicklung bei SINANTHROPUS XI und PITHECANTHROPUS II. 1/1.

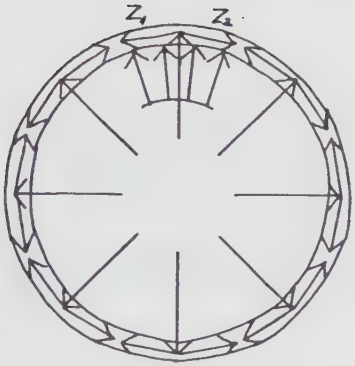


Abb. 16a.
Membrane in Form eines Ballons

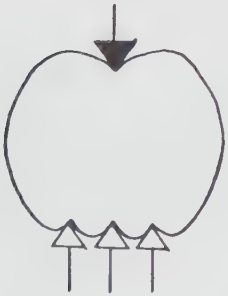


Abb. 16b.
Membrane durch hohe Punktlasten beansprucht

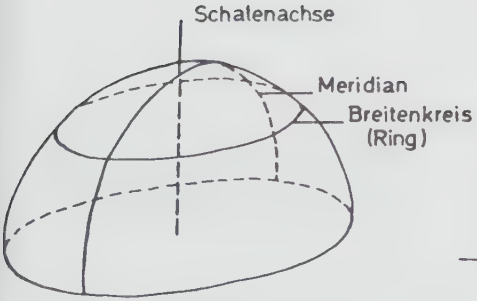


Abb. 16c.
Schale in Form einer Halbkugel

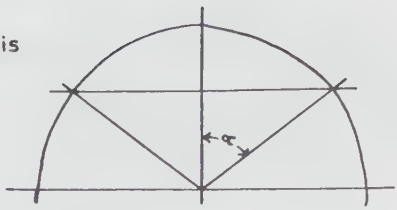


Abb. 16d.
Schale mit eingezeichnetem "Bruchfugenwinkel"

Abb. 16a-d aus Joedicke (1962)

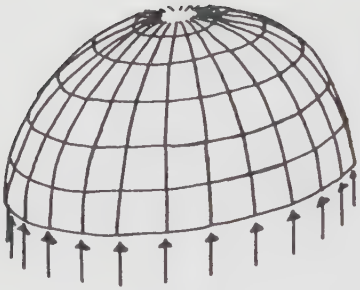


Abb. 17a.
Verlauf der Kräfte in Ring- und Meridianrichtung bei einer Rotationsfläche, die am Rand voll unterstützt ist

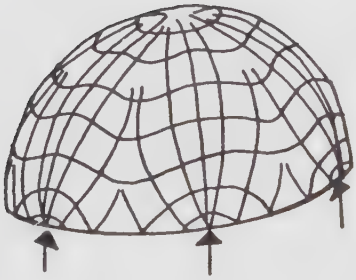


Abb. 17b.
Verlauf der Ring- und Meridiankräfte bei einer auf einzelnen Punkten gelagerten Rotationsfläche

Abb. 17c.
Kräftefluß in einer Schale in Form einer flachen Kugelkalotte

Abb. 17a-c aus Joedicke (1962)

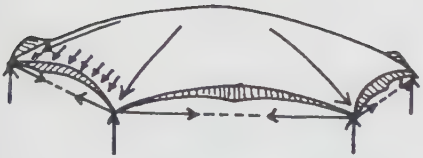


Abb. 18a.
Besondere Formung des Randes

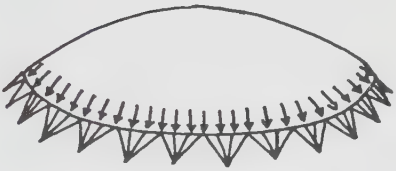


Abb. 18b.
Stützenausbildung

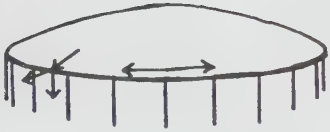


Abb. 18c.
Anlegung eines Zugbandes

Abb. 18d.
Ausbildung mit
Übergangsbogen

Abb. 18a-d. Gebaute Beispiele mit unterschiedlicher Ausbildung der Randzone (nach Joedicke, 1962)

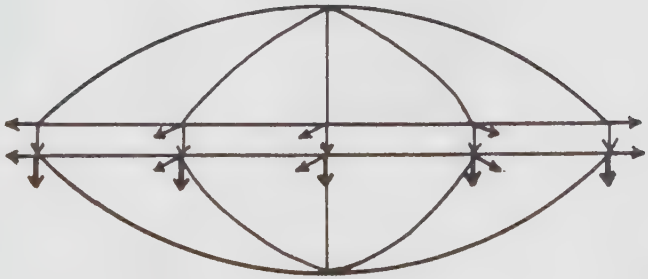


Abb. 19. Kräfteverlauf bei Aufeinanderlagerung von zwei gegeneinandergekehrten Kugelkalotten

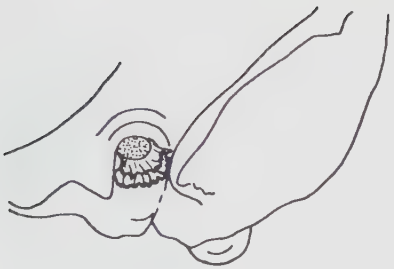


Abb. 2oa. Ausschnitt aus der linken Temporalregion bei PAN. 1/1.

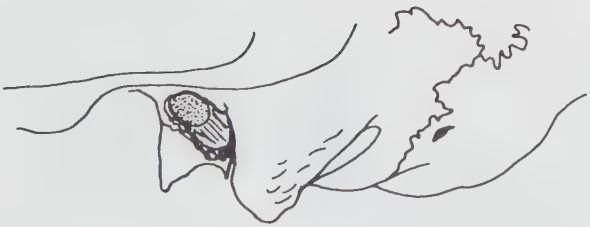


Abb. 2ob. Ausschnitt aus der linken Temporalregion beim rezenten Menschen . 1/1.

Abb. 2oc. Ausschnitte aus der rechten Temporalregion bei PITECANTHROPUS II. 1/1.

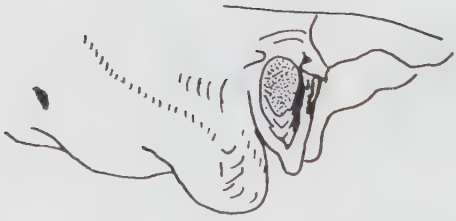


Abb. 2od. Ausschnitt aus der rechten Temporalregion bei PITHECANTHROPUS IV. 1/1.

Abb. 2oe. Ausschnitte aus der linken Temporalregion von SINANTHROPUS XI. 1/1.

Abb. 2of. Ausschnitte aus der linken Temporalregion von SINANTHROPUS XII. 1/1.

Abb. 2og.
Ausschnitt aus der linken
Temporalregion bei OH 9.

Abb. 2oh.
Ausschnitt aus der rechten
Temporalregion bei
KNM-ER 3733

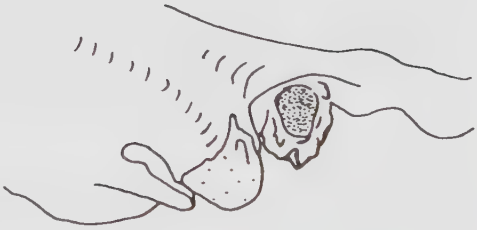


Abb. 2oi.
Ausschnitt aus der rechten
Temporalregion bei
KNM-ER 3883

Abb. 2oj. Ausschnitt aus der linken Temporalregion bei KNM-ER 1813

Abb. 2ok. Ausschnitt aus der rechten Temporalregion bei KNM-ER 4o6

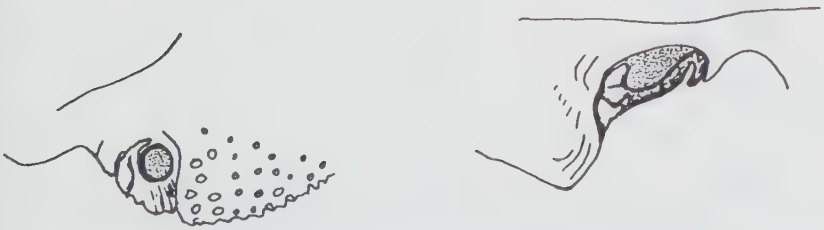


Abb. 2ol (links) u. 2om (rechts). Ausschnitt aus der linken Temporalregion bei Al 166-9 und der rechten Temporalregion bei OH 5

Abb. 21a. Längsschnittschemata der "eigentlichen" Kondylenflächen beim rezenten Menschen nach Misch (1905)

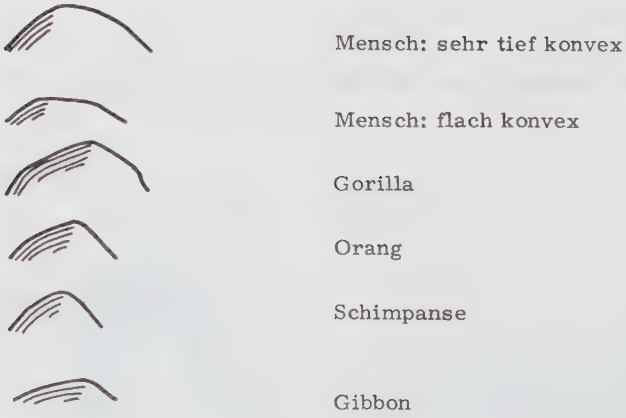


Abb. 21b. Wölbungskurven der Kondylen nach Welcker (ohne Jahreszahlangabe)

a)

Pan

g)

OH 24

b)

L 338 y-6

h)

KNM-ER 3883

c)

Sts. 5

i)

PITHECANTHROPUS IV

d)

OH 5

j)

Broken Hill

e)

KNM-ER 4o6

k)

f)

KNM-ER 1813

rezenter Mensch

Abb. 22a-k. Wölbungskurven der Kondylen bei Pan und div. Vertretern aus der Stammesgeschichte des Menschen. 1/1.

a)

Pan

f)

KNM-ER 4o6

b)

L 338 y-6

g)

KNM-ER 3883

c)

Sts. 5

h)

PITHECANTHROPUS IV

d)

OH 24

i)

Broken Hill

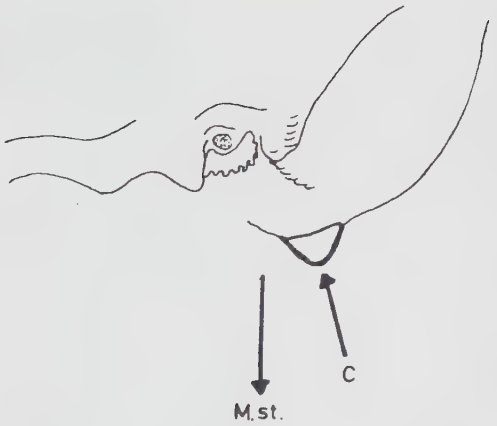
e)

OH 5

j)

rezenter Mensch

Abb. 23a-j. Die Condyli occipitales bei Pan und div. Vertretern aus der Stammesgeschichte des Menschen. 1/1.



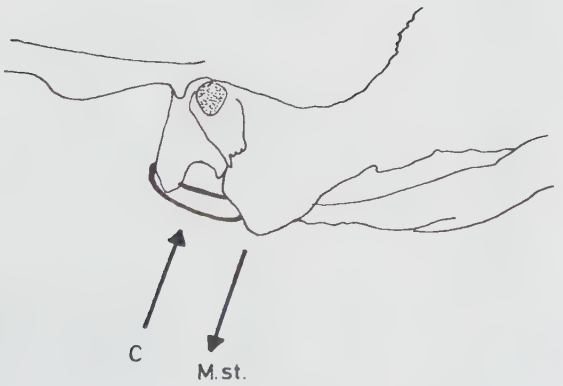


Abb. 24a, b. Lagebeziehung zwischen den Condyli occipitales und dem Processus mastoideus bei Pan (Abb. a) und dem rezenten Menschen (Abb. b) in OAE.
(C=Condylus, M. st. = Musculus sternocleidomastoideus)

Abb. 25a.
Lagebeziehung zwischen Condylus occipitalis und Processus mastoideus bei Sts. 5

Abb. 25b.
Lagebeziehung zwischen Condylus occipitalis und Processus mastoideus bei KNM-ER 1813

Abb. 25c.
Lagebeziehung zwischen Condylus occipitalis und Processus mastoideus bei KNM-ER 4o6

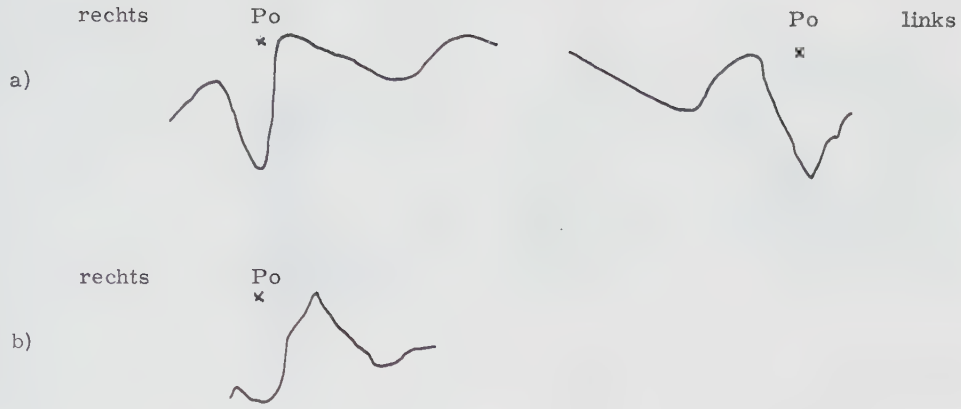


Abb. 26a, b. Risse durch die Fossa mandibularis bei PITHECANTHROPUS IV (Abb. a) und OH 9 (Abb. b) in Ohr-Augen-Ebene. Die Risse sind so gewählt, daß sie das Planum praeglenoidale und Tympanicum in ihren lateralen Teilen noch treffen; (Po = Porion). 1/1.

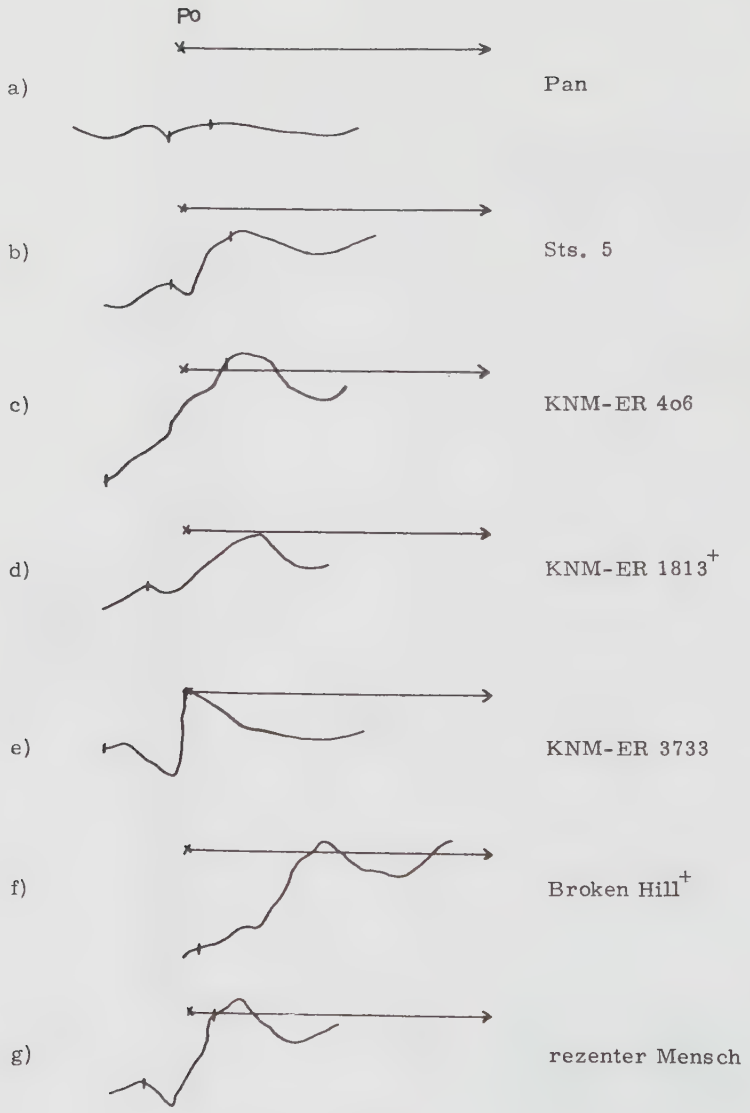


Abb. 27a-g. Risse durch die Fossa mandibularis bei Pan und div. Vertretern aus der Stammesgeschichte des Menschen in Ohr-Augen-Ebene (+ = seitenverkehrt wiedergegeben). 1/1.

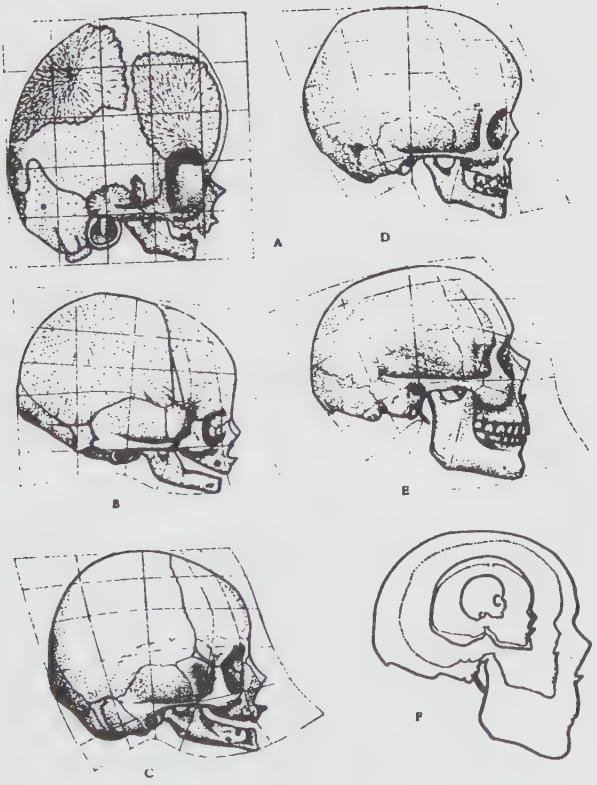


Abb. 28.
Ontogenetische Formenentwicklung des menschlichen Schädels, aus Kummer (1953)

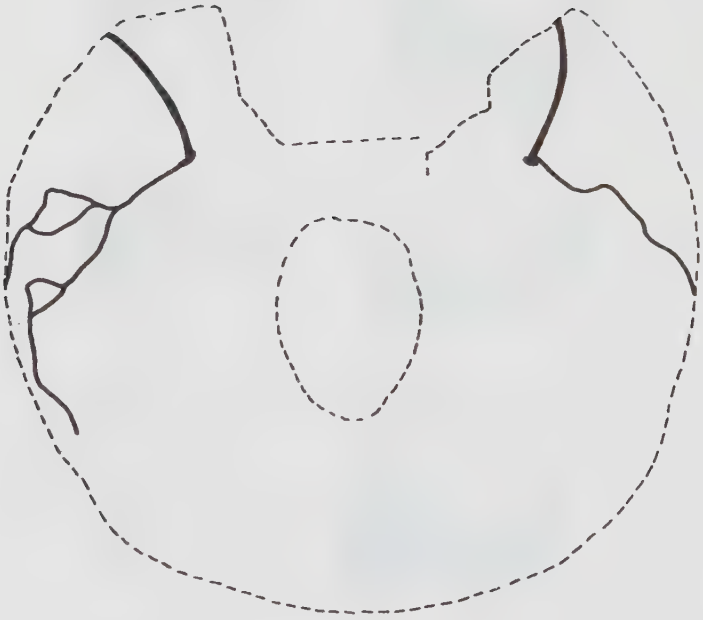


Abb. 29a. Verzweigung der Arteria meningea media
an der Schädelbasis von PITHECANTHROPUS IV. 1/1.

a)

Linke Schädelseite

b)

Rechte Schädelseite

Abb. 29b, c. Ramifikation der Arteria meningea media beider Schädelseiten bei PITHECANTHROPUS IV. 1/1.

Abb. 3o. Entwicklung des occipitalen Pols des Großhirns bei PITHECANTHROPUS IV (oben) und SINANTHROPUS XI unten

LEBENSLAUF

Am 25. März 1945 wurde ich in Unter-Heinzendorf (CSSR) geboren.

Von 1951 bis 1959 besuchte ich die Volksschule in Heubach (Rhön) und in Frankfurt (Main). Von 1959 bis 1960 war ich Schülerin der Privaten Handelsschule Schläger in Frankfurt (Main). 1968 bestand ich die Reifeprüfung an der Schiller-Schule, ebenfalls in Frankfurt (Main).

Im Wintersemester 1968 begann ich an der Johann Wolfgang Goethe-Universität mit dem Studium der Biologie. Nach bestandenem Vordiplom im Frühjahr 1971 wählte ich für mein weiteres Studium als Hauptfach Anthropologie und die Nebenfächer Zoologie und Paläontologie. Während dieser Zeit nahm ich an zwei Präparierkursen für Mediziner im Zentrum der Morphologie des Universitätsklinikums Frankfurt (Main) teil. Während der Sommersemesterferien war ich in zwei aufeinanderfolgenden Jahren Mitarbeiterin bei den Ausgrabungen der Römisch-Germanischen Kommission in der Keltenstadt Manching. Nach meiner Diplom-Hauptprüfung im Wintersemester 1973 begann ich am 1.4.1974 mit der Anfertigung meiner Diplomarbeit über die Morphologie der fossilen Hominiden von Laguna Beach und Los Angeles, die ich Ende April 1975 abschloß.

Von 1975 bis 1980 war ich Wissenschaftliche Angestellte im Institut der Anthropologie und Humangenetik für Biologen an der Johann Wolfgang Goethe-Universität in Frankfurt (Main). Während dieser Zeit nahm ich an einer mehrwöchigen Ausgrabung unter Prof. Dr. G. Bosinski in Gönnersdorf teil. Seit dem Wintersemester 1981 bin ich wieder an der Johann Wolfgang Goethe-Universität immatrikuliert.

Druck und Verarbeitung: copy shop, darmstadt, tel. 21353